UNTERSUCHUNGEN ÜBER APOGAME FORTFLANZUNG BEI EINIGEN ELEMENTAREN ARTEN VON EROPHILA VERNA

von

J. P. BANNIER.

KAPITEL I.

Einleitung. Ältere Untersuchungen über Erophila verna. Polymorphismus und Apogamie.

§ 1. Einleitung.

„Je crois qu'elles doivent être regardées comme des espèces et même comme les seules vraies espèces, parce que je crois à l'espèce, comme l'humanité entière y a toujours cru, comme les savants de tous les pays ont cru jusqu' à Lamarck, l'inventeur de la théorie du transformisme, qui a été restaurée et reduite en formules de nos jours, par Darwin et par ses sectateurs." In diesen Worten fasst Alexis Jordan (1873) seine Auffassung über das Wesen der „Elementaren Arten" von *Erophila verna* und über die Unveränderlichkeit in der Natur zusammen. Davon überzeugt, dass nur die Schöpfungslehre die wahre Lehre ist, dass Lamarck und Darwin „ces modernes théoréticiens" eigentlich nur Ketzer sind, versucht er, die absolute Konstanz in der ganzen Natur zu beweisen. Die Unveränderlichkeit findet er auch bei den kleinsten Gruppen von einander völlig gleichen Individuen, bei den elementaren Arten, welche „toutes, sans exception, se conservent parfaitement identiques, sans hybridation, sans modification aucune, les individus d'une même forme n'offrant jamais d'autre différence que celle de la taille suivant qu'ils sont

plus ou moins nombreux dans un même espace de terrain, ou que le sol est plus ou moins fertile."

Jordan hatte sich also zum Ziel seiner Arbeit gestellt, die Schöpfungslehre zu unterstützen und Beweise gegen die Deszendenzlehre zu liefern; als wesentliches Resultat hat er uns jedoch die Erkenntnis gebracht, dass sehr viele Arten, welche bisher als einheitlich angesehen wurden, Komplexe sind von mehreren, einander sehr nahestehenden, aber erblich verschieden bleibenden Kleinarten. Sein Ziel hat er also nur teilweise erreicht, aber die Mittel, mit denen er zum Ziel gelangen wollte, waren so wichtig, dass nur dadurch schon sein Name und seine Arbeit über Jahrhunderte hinaus bekannt bleiben werden.

Von den Arten, bei denen Jordan einen grossen Polymorphismus nachgewiesen hat, ist *Erophila verna* wohl die bekannteste. Diese Species wird dann auch immer als Beispiel genannt wenn von Vielgestaltigkeit die Rede ist. Verschiedene Autoren haben sie schon zur Stützung ihrer Theorien über Artbildung zu benutzen versucht. Eine Bearbeitung der Species *Erophila verna*, von neueren genetischen Ansichten ausgehend, ist erst einmal geliefert worden, nämlich durch die Untersuchungen Rosen's (1911). Es ist wohl eigenartig, dass diese für Erblichkeitslehre und Systematik so wichtige Art nicht häufiger Objekt experimenteller Untersuchungen gewesen ist.

Als Herr Dr. J. P. Lotsy in Velp mir im Frühling 1921 vorschlug, seine *Erophila*-Kulturen zu übernehmen, die schon vor einigen Jahren angefangene experimentelle Arbeit weiterzuführen und einige Kleinarten cytologisch zu untersuchen, war es mir dann auch sehr angenehm, diesen Vorschlag annehmen zu können. Warum meine Arbeit sich mehr auf cytologischem Gebiet als auf experimentell genetischem bewegt hat, wird aus dem negativen Resultat der angeführten Kreuzungsversuche hervorgehen.

Herrn Dr. J. P. Lotsy an dieser Stelle meinen herz-

lichsten Dank auszusprechen für die Ueberlassung vieler seiner Pflanzen und für die Freundlichkeit, womit er mir gestattette, seine Versuche weiter auszuarbeiten, ist mir eine sehr angenehme Pflicht.

§ 2. Historisches über *Erophila verna.*

Alexis Jordan war der erste Forscher, der sich nicht nur mit der systematischen Stellung von *Erophila verna* (Draba verna L.) [1]), sondern auch mit der Ungleichförmigkeit innerhalb dieser Species beschäftigte. Jordan hat verschiedene Linné'sche Species in zahlreiche „elementare Arten" zerlegt, nicht nur *Erophila verna*, sondern auch *Ranunculus monspeliacus*, *Ranunculus acer*, *Aquilegia vulgaris*, *Papaver Rhoeas*, *Arabis hirsuta*, *Thlaspi arvense*, *Biscutella laevigata* und viele andere Species. Er ging von dem vollkommen richtigen, aber bis dahin zu oft vernachlässigten Grundsatz aus, dass für die Speciesunterscheidung nur solche Merkmale zu verwerten sind, welche sich erblich unveränderlich zeigen, also mit Ausnahme von allen auf äussere Einflüsse zurückzuführenden Merkmale. Darum kultivierte er die Pflanzen im Versuchsgarten unter möglichst gleichmässigen Bedingungen. Viele Jahre lang dauerten seine Versuche, durch die er fand, dass die verschiedenen, aus Süd- und Mittel-Frankreich zusammengebrachten, und oft nur durch sehr kleine Differenzen von einander zu unterscheidenden *Erophila's*

[1]) Die Systematiker waren schon vor Jordan's Zeit uneinig über die Stellung von *Draba verna L.* im System. De Candolle (Prodromus I) trennte die Gattung *Erophila* mit zweispaltigen Blumenblättern von der Gattung *Draba* ab. Prantl (E. u. P. III 2) fasst 5 Sektionen, nämlich *Drabella, Heterodraba, Erophila* (*Draba verna L.* mit vielen Kleinarten), *Drabaea* und *Aizopsis* zusammen unter dem Gattungsnamen *Draba*. Der Name *Erophila verna* für die ganze Sammelart stammt von E. Meyer. Weil auch Jordan und Rosen die Kleinarten als *Erophila* mit ihrem Kleinartsnamen bezeichnet haben, obwohl sie eigentlich *Draba verna* mit letzterem Namen heissen sollten, werde ich auch hier dieselbe Nomenclatur benutzen.

durch Jahre hindurch konstant blieben. Die Nachkommenschaft besass immer genau dieselben Merkmale wie die Mutterpflanze. Zwischenformen oder Hybriden wurden nie beobachtet. Wie nahe er die unter sich verschiedenen Pflanzen auch aneinander setzte, immer brachten sie wieder erblich gleiche und konstante Nachkommenschaft hervor.

Deshalb sieht Jordan die erblich konstanten *Erophila's* nicht als Varietäten an, obwohl sie auch nach seiner Zeit oft noch als solche beschrieben sind, sondern als Arten und wohl die einzig echten Arten: „Elles n'ont pas de tendance à s'hybrider entre elles, d'où il résulte, qu'elles n'ont pas de tendance à se rapprocher, se confondre et qu'elles demeurent invariablement distinctes. Enfin, elles sont héréditaires et permanentes, d'où l'on doit conclure qu'elles ne peuvent être considérées comme des variétés et qu'elles doivent être prises pour des espèces ou pour des races. Il faut nécessairement choisir entre l'une ou l'autre de ces appellations..... Je crois qu'elles doivent être regardées comme des espèces." Selbstbestäubung ist wohl die weitaus allgemeine Bestäubungsweise bei *Erophila*, aber Jordan hat schon die Möglichkeit der Fremdbestäubung eingesehen.

Jordan wollte mit seinen Untersuchungen über konstante Species seine Auffassung über die Unveränderlichkeit der Materie unterstützen. Variationen sind nur als Resultat von äusseren Einflüssen möglich, erblich können sie nie sein, weil dann die Materie sich ändern müsste. Modificationen nennt er also Varietäten. Jordan's theoretische Ansichten sind sehr interessant; weil sie jedoch nur historischen Wert haben, will ich sie hier nicht weiter erörtern. Sie sind in zwei Schriften von Jordan selbst geschildert (1853, 1864), während Rosen (1889) sie später sehr verständlich skizziert hat.

Von ungefähr 1850 an hat Jordan seine elementaren Arten gezüchtet. Schon 1852 unterscheidet er 5 Formen, 1864 bereits 53, welche er alle als Species betrachtet.

während er 1873 in seiner sehr bekannt gewordenen Mitteilung in der „Association française pour l'avancement des sciences" von ungefähr 200 elementaren Arten spricht, welche er jedes Jahr aus Samen züchtet. Verschiedene hiervon sind in den „Icones ad Floram Europae" von Jordan und Foureau abgebildet. Der allgemeine Habitus der Pflanzen ist derselbe, die Unterschiede beziehen sich hauptsächlich auf Fruchtform, Blattform, Behaarung und kleinere Differenzen der Blumen.

Jordan's Resultate über die Samenbeständigkeit der *Erophila's* sind mehrere Male bestätigt worden. Wie Hugo de Vries (1901, 1905) mitteilt, hat Thuret sie experimentell geprüft und die Konstanz richtig gefunden. De Bary hat in den Jahren 1885—1887 viele *Erophila-* Kleinarten aus der Umgebung von Strassburg und Frankfurt a.M. untersucht und genau denselben Erfolg gehabt. Verschiedene seiner Pflanzen waren den Jordan'schen sehr ähnlich, so dass er sie mit demselben Namen andeutet. Die Identifizierung war sehr schwierig wegen der äusserst feinen Differenzen. Andere waren bestimmt neue Formen. De Bary hat seine Resultate selbst nicht mehr publizieren können, aber deren posthume Veröffentlichung erfolgte 1889 durch Rosen, der selbst die Versuche zu Ende führte und ausserdem noch einige Theorien über die Bildungsweise der *Erophila-* Species hinzufügte. Rosen ordnete die verschiedenen Kleinarten in neue Reihen, dabei meistens dieselben Charaktere verwendend, welche auch Jordan benutzt hatte. Auch er findet die gleiche auffallende Tatsache, worauf auch der zuletzt genannte Autor schon hingewiesen hat, dass sehr nahe verwandte Species vielfach gemeinsam vorkommen. Gerade diese Tatsache ist für die Erklärung der Artbildung bei dieser so äusserst polymorphen Gattung von grosser Wichtigkeit.

Rosen glaubte damals an eine Speciesbildung aus einer gemeinschaftlichen Stammart durch formverändernde Kräfte,

welche „liegen in der Constitution der Pflanze selbst". Er nahm also Mutationen an. Später (1910) hat er jedoch seine Vermutung von mutativer Speciesbildung bei *Erophila* wieder zurückgenommen, weil sie nicht mit den Resultaten seiner neueren Untersuchungen übereinstimmte.

Hugo de Vries (1901, 1905) benutzte auch die *Erophila's* als Beispiel für Artbildung durch Mutation, sich dabei auf Rosen's Experimente stützend. Er glaubt, dass sie „in einer ähnlichen Mutationsperiode mit denselben Gesetzen wie *Oenothera Lamarckiana*" (Mut.-Theorie I 1/2 355) entstanden sind, irgendwo im Süden von Zentral-Europa, vielleicht in der Nähe von Lyon, von wo aus sie sich über Europa ausgebreitet haben. Vielleicht sind sie nachher konstant geblieben, vielleicht sind sie wieder specifischen Mutationen unterworfen gewesen. Auch wenn man mit de Vries annimmt, dass die *Erophila*-Subspecies durch Mutation entstanden sind, so glaube ich doch, dass man unmöglich sagen kann, wo die ursprünglichen Mutationen stattgefunden haben. Es kommen nämlich nicht nur im Süden von Frankreich sehr viele nahe verwandte Kleinarten vor, sondern ebenfalls an verschiedenen Orten in Deutschland, in den Niederlanden und wohl überall vielleicht, wo *Erophila verna* gefunden wird. Ich fand z. B. in Baarn (Provinz Utrecht) vier sehr nahe an einander verwandte, aber unbedingt von einander verschiedene Kleinarten, alle vier in Tausenden beisammen und jede Kleinart nur einige Meter von der anderen entfernt. Der Polymorphismus wurde in Frankreich zuerst entdeckt; weil er jedoch überall vorkommt, ist es unmöglich zu sagen, wo er entstanden ist.

1911 erschien die bekannte Arbeit von Felix Rosen über die „Entstehung der elementaren Arten von *Erophila verna*". Jetzt wurde endlich die Sammelspecies *Erophila* einmal gründlich untersucht, wobei von mehr modernen Erblichkeits-und Abstammungsgesichtspunkten ausgegangen wurde. Weil meine Untersuchungen in vielen Hinsichten

an die Rosen'schen anschliessen und weil ich im Kapitel VII versuchen werde, eine Erklärung einiger Resultate von Rosen's Arbeit zu geben, wird es angebracht sein, diese Arbeit hier kurz zu besprechen.

Erstens sei hier auf die Tatsache aufmerksam gemacht, dass Rosen nie Mutationen auftreten sah; seine Stämme blieben ebenso rein wie diejenigen von Jordan und de Bary. Er sammelte seine Pflanzen in der Nähe von Breslau und fand dort an verschiedenen Orten wieder einander sehr nahe verwandte Kleinarten beisammen; dies spricht sehr für die Entstehung am Fundort und nicht für Verschleppung von an anderen Orten entstandenen Kleinarten. Rosen nahm neun Subspecies in Kultur. Die systematischen und blütenbiologischen Studien können hier unbesprochen bleiben. Nur möchte ich der Einteilung in „scaposae", mit derben und schroffen Blütenschäften, und „flexuosae", wobei diese zart und oft gebogen sind, beistimmen. Auch ich konnte ohne weiteres die mir bekannten Kleinarten in diese beiden Gruppen einteilen.

Rosen fing seine Kreuzungsversuche im Jahre 1908 an. Auf Kastration musste er verzichten, weil sie wegen der Kleinheit der Blüten und der Proterandrie unmöglich war. Wenn er jedoch sofort, wenn die Blüten sich öffneten, die Narben, welche dann erst mit sehr wenigen eigenen Pollenkörnern behaftet sind, mit einer grossen Menge fremden Pollens belegte, hatte er ziemlich grosse Sicherheit, dass seine Versuche nicht misslingen konnten, und zwar wegen der zu grossen Selbstbestäubungsmöglichkeit. Dass es nicht immer unmöglich ist, *Erophila's* zu kastrieren, ohne die Blüten zu verletzen, werde ich im III. Kapitel zeigen.

Im Jahre 1908 versuchte Rosen 7 verschiedene Kombinationen. Er erhielt im nächsten Jahr 252 Pflanzen, darunter jedoch nur 7 Bastarde. Sechs Kreuzungsversuche waren vollkommen erfolglos, die Tochtersamen brachten nur die Muttterform hervor. Die siebente Kombination:

E. cochleata × *E. radians* lieferte aus 40 Samen 7 Bastarde. Im nächsten Jahr wurden mehrere Versuche angestellt, jetzt mit dem Erfolg, dass 149 Bastarde (sicher oder mutmasslich als solche zu deuten) auftraten, während wieder alle anderen der 438 erhaltenen Pflanzen der Mutter gleich waren. Ich führe hier Rosen's Kreuzungsresultate aus seiner Publikation über (l. c. p. 397—398):

Kreuzungskombinationen 1908.			erhaltene Pflanzen.	darunter Bastarde.
E. stelligera	×	*patens*	49	0
E. „	×	*cochleata*	31	0
E. „	×	*elata*	20	0
E. stricta	×	*radians*	45	0
E. cochleata	×	„	40	7
E. „	×	*patens*	31	0
E. „	×	*stelligera*	36	0
			252	7

Idem 1909.			erhaltene Pflanzen.	Bastarde.	Kümmerlinge.
E. radians	×	*stricta* . . .	verunglückt	—	—
E. „	×	*cochleata* . .	desgl.	—	—
E. patens	×	„ . .	2	—	(1)
E. chlorina	×	„ . .	8	0	—
E. stelligera	×	„ . .	17	5	—
E. „	×	*elata*	12	1	(1)
E. „	×	*tarda*	11	0	—
E. stricta	×	*cochleata* . .	42	12?	—
E. „	×	*elata*	29	10	—
E. „	×	*stelligera* . .	20	1	—
E. cochleata	×	*radians* . . .	44	43	—
E. „	×	*patens* zweimal	29	—	(1)
E. „	×	*chlorina* „	58	28	—
E. „	×	*stelligera* „	20	1	(1)
E. „	×	*stricta* . . .	53	12?	—
E. „	×	*elata* zweimal	42	26	—
E. elata	×	*chlorina* . . .	10	0	—
E. „	×	*stelligera* . .	16	0	—
E. „	×	*cochleata* . .	25	10	—
			438	149	(4)

Die Nachkömmlinge der Kreuzungen *E. stricta* × *cochleata* und reziprok waren der Mutter sehr ähnlich. Ihre Bastardnatur war also nicht vollkommen sicher.

Erstens geht aus diesen Resultaten gleich hervor, dass die Kreuzungsmethode nicht so mangelhaft war, wie sie vielen vielleicht schien. Speziell die Kreuzungen mit *E. cochleata* als Mutter lieferten so viele Bastarde, dass nicht gesagt werden kann, die erfolglosen Kreuzungsversuche gäben kein Resultat wegen Fehler in der Methode. Die erfolglosen Kombinationen von 1908 lieferten auch 1909 keine oder nur sehr wenige Bastarde. Dass nur so wenig Bastarde auftraten und die grosse Mehrzahl der erhaltenen Pflanzen ihren Müttern ähnlich war, muss also einen anderen Grund haben. Rosen sieht diesen in mangelnder sexueller Affinität oder im Zufall. Die Zahlen beweisen jedoch meines Erachtens schon, dass der Zufall nicht immer bestimmend wirken kann; sonst wären in beiden Versuchen verschiedene Kombinationen nicht erfolglos geblieben, während andere einen sehr hohen Prozentsatz Bastarde lieferten. Einen dritten Grund, der durch meine Resultate als sehr wahrscheinlich hervorgehoben wird, nämlich mutmassliche Apogamie bei mehreren der benutzten Mutterpflanzen, werde ich später zu besprechen haben.

Die erfolgreichste Kombination, *E. cochleata* × *radians*, welche im ganzen aus 84 Samen 50 Bastarde lieferte, hat sehr eigentümliche Filialgenerationen gehabt. Die F_1-Bastarde waren monomorph und mehr der Mutter als dem Vater ähnlich; verschiedene Eigenschaften waren jedoch deutlich intermediair. Diese monomorphe F_1 war natürlich Anregung, dass Mendel'sche Spaltung erwartet wurde. Eine Eigenartigkeit der F_1-Bastarde muss noch speziell erwähnt werden, nämlich die sehr stark verringerte Fertilität. Die Bastarde erzeugten nur samenarme, halb verkümmerte Früchte. Während bei normaler Fertilität jede Frucht ungefähr 45—55 Samen liefert, konnte Rosen von 7 Exem-

plaren im ganzen nur so viele Samen ernten, dass er im nächsten Jahr über eine F_2 von ungefähr 100 Pflanzen verfügen konnte. Diese 100 Pflanzen zeigten eine unerwartete Vielgestaltigkeit. Kein Merkmal blieb von Variation ausgeschlossen. Keine zwei Pflanzen waren einander völlig gleich. Es traten auch einige neue Merkmale auf, welche den Stammeltern nicht eigen waren. Schon allein wegen dieser Tatsache meint Rosen, der erst selbst an Mendel'sche Spaltung bei den *Erophila's* geglaubt hat, es läge hier etwas anderes vor. Die Vielgestaltigkeit der F_2-Generation wäre wohl noch zu erklären, wenn vier oder mehr Paare antagonistischer Merkmale angenommen werden. Mendelismus wird Rosen jedoch unwahrscheinlich, weil die neuen Merkmale, welche vielleicht durch Kryptomerie noch zu erklären wären, nicht in festen Typen auftraten, sondern in allen Individuen graduell verschieden waren. Es scheint mir, dass diese Vermutung nicht ganz berechtigt ist. Obwohl die Vielgestaltigkeit wirklich ausserordentlich gross ist, wird es doch mit mehreren Daten und grösseren Zahlen, vielleicht sehr wohl möglich sein, die sonderbare F_2 mit Hilfe von kompliziert mendelnden Faktoren zu erklären. Die schon in F_1 herabgesetzte Fertilität war in F_2 noch bedeutend niedriger geworden, sogar derart, dass Rosen von der Kombination *E. cochleata* × *radians* nur 5 Stämme behalten konnte.

Wenn aber doch Mendel-Spaltung vorläge, so wäre es wahrscheinlich, dass die F_3- Generation die eigenartigen Spaltungen wiederholen würde. Dies geschah jedoch nicht. Die Nachkommen der 5 erhalten gebliebenen Stämme waren der Stammmutter (F_2-Pflanze) vollkommen gleich. Die neuen F_2-Typen wiederholten sich in der F_3-Generation. „Alle neuen Formen aus F_2, welche überhaupt keimfähige Samen gebildet haben, sind Biotypen" (l. c. p. 406), schliesst Rosen denn auch aus der Tatsache, dass ihre Nachkommenschaft sowohl der Vorgeneration gleich,

wie auch unter sich monomorph ist. Er hält die Möglichkeit Mendel'scher Spaltung jetzt für ausgeschlossen. Mit diesen Tatsachen vor Augen, war damals, als das Vorkommen von Apogamie innerhalb der Species *Erophila verna* noch unbekannt war, wohl kaum eine andere Folgerung zu ziehen, speziell, weil die F_4-Generation dieselbe Konstanz zeigte wie die F_3-Generation (Rosen 1913). In F_3 und F_4 ist nur ein Merkmal hervorgetreten, das nicht bei allen Individuen gleich war, das also vielleicht als Mendel-Merkmal angesehen werden könnte, nämlich die rote Pigmentierung von jungen Blättern und von den meistens zitronengelben Antheren. Wie Rosen selbst sagt, ist die Blattpigmentierung jedoch von einer gewissen Lichtintensität abhängig. Ob es sich um ein wirkliches Mendel-Merkmal handelt, ist also nicht festzustellen. Die sehr plötzliche Konstanz in F_3 und weiteren Generationen hat die interessante Begleiterscheinung, dass die Fruchtbarkeit auf einmal wieder bis zur normalen Höhe gesteigert wird.

Nicht alle F_2-Generationen der verschiedenen Kombinationen gestalteten sich so wie die F_2 von *E. cochleata* × *radians*. Bei drei Kombinationen, nämlich *E. stelligera* × *cochleata*, dieselbe reziprok und *E. cochleata* × *chlorina*, war die Vielgestaltigkeit sehr viel geringer, während die F_2-Generation von *E. cochleata* × *stricta* und von deren reziproker Generation ein fast einheitliches Gepräge trug. Hier ist also die Konstanz früher eingetreten. Sehr bemerkenswert ist, dass bei den zuletzt genannten Kombinationen die F_2 wieder völlig fruchtbar war und bei den drei anderen viel höher als bei *E. cochleata* × *radians* und vier sich ebenso verhaltenden Bastard-Kombinationen. Wir sehen also ein Zusammengehen von Fruchtbarkeit mit monomorpher Konstanz und von starker Sterilität mit Vielgestaltigkeit und Inkonstanz.

Die Auslegung von Rosen's Resultaten ist sicher sehr

schwierig. Baur meint in einem Referat (1912) und später auch bei der Diskussion von Rosen's Arbeit in der dritten Wanderversammlung der Gesellschaft zur Förderung Deutscher Pflanzenzucht, es wäre nicht bewiesen, dass hier kein Mendelismus vorliegt, weil von jeder F_2-Pflanze nie mehr als 25—30 F_3-Pflanzen gezogen worden sind. Wenn eine sehr komplizierte Spaltung stattgefunden hätte, so wäre es sehr wohl möglich, dass 25—30 Pflanzen zusammen den Eindruck von Konstanz gaben, weil die Pflanzen mit sehr kleinen Abweichungen vom mittleren Typus natürlich viel zahlreicher sind als extravagante Formen. Erst bei Untersuchungen von vielen F_3-Nachkommen würden die Spaltungen deutlich ans Licht kommen. Weil Rosen jedoch nicht nur die Nachkommenschaft von einzelnen F_2-Pflanzen geprüft hat, sondern viele Stämme, sei es auch von verschiedenen Kombinationen, genau durchmusterte, so dass im ganzen ungefähr 10.000 Keimlinge in F_3 und F_4 vorlagen, wobei nie eine deutliche Abweichung vom Muttertypus gesehen wurde, kann ich Baur's Meinung nicht gänzlich teilen. Es scheint mir, dass in F_2 die Möglichkeit für Mendelismus noch vorliegt, dass die *Erophila's* jedoch von F_2 ab wirklich konstant geblieben sind. Wenn die geschlechtlichen Funktionen der Versuchspflanzen nicht gestört gewesen sind, so muss hier unbedingt eine andere Art von Vererbung als die Mendel'sche stattgefunden haben.

Rosen hat versucht, das sonderbare Verhalten der *Erophila's* zu erklären. Er hat eine Hypothese aufgestellt, welche bisher nur theoretischen Wert gehabt hat, und welche, so weit mir bekannt ist, auch nie zur Erklärung von anderen abnormalen Kreuzungsresultaten herangezogen worden ist. Weil diese Hilfshypothese jedoch die von Rosen gefundenen Tatsachen erklären kann, will ich sie hier kurz besprechen.

Erstens nimmt Rosen an, dass die Gene nur so lange

unveränderlich sind, als sie durch die Wirkung von anderen Genen nicht gestört werden. Kommen nun durch eine illegitime Kreuzung Gene mit ungleichem Inhalt zusammen, so wird es durch die Grösse der Differenzen bestimmt, was geschieht. Sind die Differenzen zu gross, so ist ein gemeinsames Wirken, also ein F_1-Bastard, unmöglich; sind die Differenzen klein, so wird vorläufig oder endgültig eine Gemeinschaft geschlossen, es tritt eine Änderung der Eigenschaftsträger ein und als Produkt tritt etwas Neues, aber Reines und Konstantes hervor. Es kann auch sein, das Unverträglichkeiten nur bei einer Minderzahl der Eigenschaftsträger, Kernteile, Gene oder wie man sie sonst nennen will, auftritt, während die Mehrzahl einander anzieht. Die unverträglichen Teile werden gezwungen, mit einander in Kontakt zu treten, sie sind jedoch nicht so unverträglich, dass nur ein sofortiger Ausgleich die Gemeinschaft möglich machen kann. Es wird ein Provisorium gebildet in F_1. „Die Teile der beiderlei Eigenschaftsträger ruhen friedlich in jedem Kern beisammen. An der Formgebung beteiligen sie sich in gleichem Masse, wenn ihre Kraft gleich ist." (Rosen 1911 p. 413). So entsteht ein intermediairer F_1-Bastard. Der Ausgleich is jedoch nur verschoben. Wenn die Lebensphase aufhört, wird unbedingt erst neu geordnet; nach der Reduktionsteilung in F_1 ist das Provisorium nicht mehr möglich. Hierbei finden also die grossen Änderungen statt. „Die in F_1 verschobene Auseinandersetzung lässt sich bei der Neuordnung nicht mehr vermeiden, der Kampf tobt auf der ganzen Linie und ist in seinen Chancen um so unsicherer, je grössere Antagonismen sich gegenüber stehen, je weniger übermächtige auf schwächere Gegner stossen. So haben wir das Bild der Formspaltung in F_2. Aber der Kampf wird nun auch wirklich ausgetragen, schon in F_3 herrschen aufs Neue konsolidierte Verhältnisse" (l. c. p. 414). Es ist also etwas vollkommen Neues entstanden, wenn man will, eine neue

reine Linie, während Heterozygoten nur Provisorien vorstellen.

In diese Hypothese passen nun wohl die *Erophila*-Resultate hinein, weil die Hypothese speziell für sie gemacht ist, und sie ist auch dehnbar genug, um andere, sowohl normale wie auch abnormale Fälle erklären zu können; praktischen Wert wird sie aber wohl nie haben, weil sie dafür zu wenig exakt und zu unsicher ist. Dies gesteht Rosen auch selbst ein, und er gibt sie nur als Hilfshypothese, woraus sich wohl alle bekannten Kreuzungserfolge in ihrer Gesamtheit erklären liessen.

In den folgenden Kapiteln werde ich über experimentelle und cytologische Untersuchungen berichten, welche ans Licht gebracht haben, dass bei verschiedenen elementaren Arten von *Erophila verna* die Fortpflanzung apogam ist. In wie weit Apogamie bei der Subspeciesbildung von *E. verna* im allgemeinen eine Rolle spielt und in wie weit sie das in den Kulturen Rosen's [1]) getan haben kann, muss jetzt natürlich näher untersucht werden. Diese Fragen werde ich nach Mitteilung der gefundenen Tatsachen näher zu erörtern haben. Weil jedoch in dieser überaus polymorphen Species Apogamie angetroffen wurde, so wie diese in den letzten Jahren in so vielen polymorphen Species gefunden ist, soll erst kurz die Verbindung, welche zwischen Polymorphimus und Apogamie durch viele Forscher angenommen wird, besprochen werden.

§ 3. Polymorphismus und Apogamie.

Den Terminus Apogamie werde ich hier in der Bedeutung benutzen, welche Juel (1908) und Strasburger (1904)

1) Ernst (1918) hat in seinem Buch über Bastardierung als Ursache der Apogamie schon an die Möglichkeit gedacht, dass bei Rosen's neuen Formen Apogamie vorkommen könnte. In einer Fussnote macht er speziell auf die eigenartigen Fertilitätsverhältnisse aufmerksam (l. c. p. 401).

ihm gegeben haben, nämlich: das Entstehen des Embryos aus der unbefruchteten diploiden Eizelle. Die Frage, welche der beiden Terminologien für apomiktische Vorgänge, die Juel—Strasburger'sche oder die Winkler'sche (1904, 1906), die richtigste und deutlichste ist, ist in den letzten Jahren so oft diskutiert worden, dass es mir unnötig erscheint, sie hier eingehend zu erörtern. Schliesslich handelt es sich bei der Besprechung dieser Frage immer um subjektive Auffassungen und Definitionen von ungenügend bekannten Tatsachen. Solange Probleme wie das von der physiologischen Bedeutung einer diploiden Eizelle ungelöst sind, wird es zwecklos sein, eine bestimmte Terminologie als die einzig richtige anzusehen, weil der Wert und die Erklärung der apomiktischen Vorgänge bis dahin von den verschiedenen Forschern immer noch wieder anders gedeutet werden können. Beide Terminologien sind darum nur vorläufige. Wenn ich die Winkler'sche Terminologie hier nicht benutze, will ich damit nicht erklären, dass ich sie für unrichtig halte. Sie ist unbedingt die meist distinkte. Die Strasburger'sche Nomenclatur benutze ich nur deshalb, weil ich mit Holmgren (1919) der Auffassung bin, dass es vorläufig besser ist, das alte Wort Parthenegenesis nur auf die Fälle anzuwenden, wo eine Eizelle genau so, wie sie sonst die Verschmelzung mit einem männlichen Kern abwartet, um Initialzelle eines neuen Individuums zu werden, also haploid, sich ohne Befruchtung entwickelt und einen Embryo bildet.

Gleich zu Beginn der Apogamieforschung hat man schon versucht, einen Zusammenhang zwischen Apogamie und Polymorphismus zu finden. Die ersten Gattungen, bei denen Apogamie nachgewiesen werden konnte, wie *Alchimilla*, *Antennaria*, *Hieracium* und *Taraxacum*, waren gerade sehr polymorph. Von den anderen später untersuchten Pflanzen gehören auch verschiedene vielgestaltigen Gattungen an. Das Problem dieses eigentümlichen Zusammengehens von

beiden Erscheinungen blieb immer eng mit der Apogamieforschung verknüpft. *Erophila verna* ist wohl das klassischste Beispiel für Polymorphismus. Darum soll jetzt erst einmal der Zusammenhang erwähnt werden, welchen verschiedene Forscher zwischen beiden Erscheinungen vermuteten.

Besteht ein direktes, kausales Verhältnis zwischen beiden? Und wenn dieses Verhältnis besteht, sind daraus dann vielleicht auch Folgerungen bezüglich der Artbildung in polymorphen Species zu ziehen? Murbeck (1901, 1904) und Raunkiaer (1903) fanden, ebenso wie Jordan u.a. bei *Erophila*, dass bei den polymorphen Species *Alchimilla*, *Taraxacum* und *Hieracium* alle die verschiedenen Formen konstant sind. Sie konnten Apogamie feststellen und waren der Ueberzeugung, dass die Apogamie als eine Erscheinung von verhältnismässig hohem Alter zu betrachten ist. Aber der Polymorphismus bei *Hieracium* ist, wenigstens in Skandinavien, ziemlich jung. Die beiden genannten Forscher, und später auch Ostenfeldt (1910), der sich noch positiver ausdrückt, meinen denn auch, dass verschiedene elementare Arten entstanden sein müssen aus Formen, welche selbst apogam waren. Ob wirklich solche Neubildungen, Mutationen, bei apogamen Pflanzen vorkommen, darüber herrscht noch immer keine Klarheit. Den einzigen bekannten Fall eines solchen Mutanten hat Ostenfeld (1910) in einer F_2-Generation von apogamen Eltern (F_1 aus der Kreuzung *Hieracium excellens* × *H. aurantiacum)* gefunden. Dieser Fall konnte wegen der Sterilität des Mutanten nicht näher untersucht werden und ist also noch nicht vollkommen aufgeklärt. Dass Polymorphismus aufrecht erhalten werden kann durch Apogamie, war also schon in den ersten Jahren dieses Jahrhunderts bekannt.

Ein direkter kausaler Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen wurde damals noch nicht angenommen. Ein solcher ist überhaupt nur von wenigen Forschern behauptet worden, insbesondere von Strasburger (1904)

und von Tischler (1908). Sie suchten gerade die Erklärung der Apogamie im Polymorphismus. Die verschiedenen elementaren Arten, speziell von *Alchimilla* und *Marsilia*, glauben sie durch Mutation entstanden. Hand in Hand mit dem Entstehen dieser Mutationen, vielleicht durch mehrmalige Kreuzungen zwischen den neuen Formen, würde die geschlechtliche Fortpflanzungsmöglichkeit vermindert werden und Pollensterilität auftreten. Diese Pollensterilität würde dann wahrscheinlich die Apogamie auslösen, ihr jedenfalls unmittelbar vorangehen. Strasburger meinte, Apogamie würde immer von Pollensterilität begleitet. Dass dieses nicht zutrifft, hat speziell Winkler (1908, p. 428) hervorgehoben. Bei vielen apogamen Pflanzen, wie bei *Thalictrum purpurascens, Hieracium aurantiacum* und *Taraxacum*-Arten findet in genügendem Maasse normale Pollenentwicklung statt, um Befruchtung bewirken zu können. Nachdem Strasburger auf die Tatsache aufmerksam geworden ist, dass sehr viele apogame Species gerade die doppelte Chromosomenzahl besitzen wie die sexuellen Species aus derselben Gattung, schaltete er (1910) einen neuen Faktor in seine Erklärung ein. Mutation begünstigt oft eine Verdoppelung der Chromosomensätze, darum meinte er: „dass starke Mutation, nur wenn sie mit Chromosomenvermehrung zusammengeht, Apogamie fördert" (l. c. p. 430). Die Chromosomenvermehrung brauchte jedoch nicht direkt Geschlechtsverlust veranlassen zu müssen.

Zwischen den genannten Strasburger'schen und Tischler'schen Versuchen, um den Zusammenhang zwischen Polymorphismus und Apogamie aufzudecken, und der genialen Hypothese von Ernst, finden wir mehrere Studien, welche das Problem negativ lösen wollen und es wahrscheinlich zu machen versuchen, dass Apogamie und Polymorphismus oft nur gleichzeitig auftretende Erscheinungen sind, welche keinen anderen direkten Zusammenhang haben als das Aufrechterhalten von Polymorphismus durch Apogamie.

Winkler (1908) hebt hervor, dass es noch sehr viele äusserst polymorphe Gattungen und Species gibt, bei denen nie eine Schwächung der Sexualität festgestelt worden ist [1]. Er glaubt, dass die Beziehungen zwischen Mutation und dem Eintritt von Parthenogenesis oder Apogamie einfach darin zu finden sind, dass bei stark mutierenden Gattungen oder Arten eher als bei durchaus konstanten einmal eine Mutante auftreten könnte, die eben gerade durch die Tendenz zu parthenogenetischer Fortpflanzung charakterisiert ist, oder die so organisiert wär, dass bei ihr durch die in ihrem Entstehungsbezirk obwaltenden Aussenbedingungen Parthenogenesis induziert wurde (l. c. p. 440).

Ostenfeld (1910) sieht wohl ein deutliches Verhältnis zwischen Apogamie und Polymorphismus, aber er meint, dass man daraus noch absolut nicht schliessen darf, dass es eine Kausalität zwischen beiden gibt. Aus seinen *Hieracium*-Studien schliesst er: „1) that within *Hieracium* the evolution of new species goes on coincidently with the existence of apogamy; 2) that the new species reach constancy at once just because of the apogamy; 3) that the polymorphism is correlated to the apogamy in such a manner only that apogamy, through the constancy of species, apparently furthers the polymorphism" (l. c. p. 275). Verschiedene Forscher haben in den letzten Jahren dieser Auffassung Ostenfeld's zugestimmt. Böös (1917) hebt hervor, dass Polymorphismus bei Arten mit Kreuzbefruchtung nicht so stark in die Augen fällt, weil hier natürlich keine Konstanz der Formen auftritt. Diese sind durch Uebergänge mit einander verbunden und stark heterozygotisch. Es werden immer wieder neue Formen gebildet und alte verschwinden. Diese Art von Polymorphismus ist eine immer wechselnde

[1] In späteren Jahren ist gerade in verschiedenen sehr polymorphen Gattungen, von denen man früher meinte, dass sie nur sexuelle Fortpflanzung besässen, apomiktische Fortpflanzung gefunden, z.B. bei *Rubus* (Lidforss 1904) und *Rosa* (Rosenberg 1909, Täckholm 1922).

und fällt weniger auf. Bei autogamen Gruppen tritt der Polymorphismus deutlicher hervor, sowohl, wenn die Pflanzen sich im sexuellen Stadium befinden, als auch bei apogamer Fortpflanzung. Werden Heterozygoten, welche durch Kreuzbefruchtung entstanden sind, apogam, so wird bei solchen allogamen Gruppen der Polymorphismus auch deutlicher hervortreten, weil „eine Anzahl Klonen entstehen, die infolge der Parthenogenesis verhindert sind, Kreuzungen mit einander einzugehen". „Es ist hier ersichtlich, dass auf diese Weise der viel umstrittene Polymorphismus bei den parthenogenetischen Pflanzen entstanden ist, wenn sie sich vorher durch Kreuzbefruchtung fortpflanzten" (Böös 1917 P. 26). Diesen Worten wird wohl jeder beistimmen können. Der Zusammenhang zwischen Polymorphismus und Apogamie ist jedoch in so weit nicht scheinbar, als Polymorphismus nie eine so deutlich hervortretende Erscheinung sein würde, wenn er nicht durch Apogamie fixiert und in den Vordergrund gedrängt worden wäre.

Besteht also kein direkter Zusammenhang zwischen beiden, so können sie doch noch indirekt zu einander in Beziehung stehen, sie können z.B. die gleiche Ursache haben. Diese Möglichkeit ist in den letzten Jahren eingehend diskutiert worden, wobei in erster Linie die Frage nach der Entstehungsweise der Apogamie in den Vordergrund getreten ist. Mit dieser Frage haben sich speziell Ernst (1917a, 1917b, 1918), Winge (1917) und Winkler (1920) beschäftigt.

Ernst's Hypothese zur Erklärung der Apogamie durch Bastardierung ist in den letzten Jahren so sehr der Gegenstand lebhafter Diskussionen gewesen, dass hier wohl ihre Allgemeinbekanntheit vorausgesetzt werden darf. Seine Theorie gründet sich ursprünglich auf die Ergebnisse der Untersuchung von *Chara crinita*, aber durch Vergleichung der bekannten Angaben über Hybridismus und Apogamie in vielen Gattungen und durch eingehende Betrachtung der Chromosomenverhältnisse und der Fortpflanzungsanomalien, wie Pseudogamie

und Parthenokarpie, kommt er zu der Schlussfolgerung, dass sehr vieles dafür spricht, dass seine Hypothese nicht nur bei *Chara crinita* zutrifft, sondern auch bei den meisten anderen Fällen von Apogamie im Pflanzenreich. Wenn Bastardierung als direkte Ursache der Apogamie angenommen wird, so kann Polymorphismus auf mehrere Weisen durch solche Bastardierungen entstanden sein. Ernst rechnet hierzu:

"*a.*) Variabilität und Formenreichtum der an der Bastardierung beteiligten Arten.
b.) Verschiedene Kombinationen der elterlichen Merkmale im Entwicklungsgange der aus Heterozygoten zwischen verschiedenen Individuen derselben beiden Elternarten hervorgehenden Bastarde.
c.) Bildung und Fixierung von Formen infolge nachträglicher Aufspaltung und Rückkehr einzelner Bastardindividuen zur geschlechtlichen Fortpflanzung" (L.c.P. 260).

Ungefähr gleichzeitig mit Ernst hat sich auch Winge (1917) für Bastardierung als Ursache der Apogamie und natürlich auch des dadurch verursachten Polymorphismus ausgesprochen. Er achtete noch mehr als Ernst auf die Chromosomenverhältnisse, speziell in den Sporenmutterzellen, wo gerade bei apogamen Pflanzen oft Affinitätsstörungen vorkommen, welche auf eine hybride Entstehungsweise hindeuten.

Dass Bildung von apogamen Arten durch Bastardierung möglich ist, wird jetzt wohl von den meisten Forschern angenommen. Nicht nur die Arbeiten Ernst's und Winge's haben dies sicher gestellt, sondern auch die cytologischen Untersuchungen von Rosenberg (1917), von Holmgren (1919) und speziell die äusserst wichtigen Untersuchungen von Täckholm (1920, 1922) und von Blackburn und Harrison (1921). Ob jedoch immer, wenn im Pflanzenreich Geschlechtsverlust vorliegt, dieser auf Bastardierung

zurückzuführen ist, ist noch sehr fraglich. Winkler (1920) hat Ernst's Bastardierungshypothese für viele Fälle von Apogamie, auch für *Chara crinita* zurückgewiesen. Er ist, speziell durch Untersuchung der Fälle von Apomixis im Tierreich, zu der Ueberzeugung gekommen, dass die Hypothese sicher keine Allgemeingültigkeit hat. In vielen Fällen hat sie jedoch grossen Wert und ist bei ihrer Erklärung jedenfalls sehr gut als Arbeitshypothese zu benutzen.

Die Entstehung der Apogamie durch Bastardierung ist bei denjenigen apomiktischen Pflanzen sehr wahrscheinlich, welche gegenüber sexuellen Arten derselben Gattungen triploid oder tetraploid sind oder noch höhere Chromosomenzahlen besitzen. Und gerade die Tatsache, dass dies sehr oft vorkommt, spricht für Ernst's Hypothese. Zu den zuletzt erwähnten Fällen rechnet Tischler mit Sicherheit schon: 1.) Einige Farnrassen, welche von Farmer und Digby (1907) studiert wurden, nämlich *Dryopteris filix mas* (3 Varietäten), *Scolopendrium vulgare, Anthyrium filix femina* (4 Varietäten), weiter *Dryopteris mollis* (Yamanouchi 1907, 1908[a-c]). *Anthyrium filix femina* hat immer die diploide Chromosomenzahl, ist also in der Zygophase (Winkler 1920), während die anderen Farne haploid sind (Gamophase). Diese letzteren sind also nach der Strasburger'schen Nomenclatur nicht apogam sondern parthenogenetisch. 2.) *Thalictrum purpurascens* (Overton 1902, 1904). 3.) *Alchimilla sectio Eualchimilla* (Murbeck 1901, 1902, Strasburger 1904). 4.) Verschiedene *Rosa*-arten (Blackburn und Harrison 1921, Täckholm 1920, 1922). 5.) *Wikstroemia indica* (Winkler 1904, 1906, Strasburger 1909[a-b]). 6.) mehrere Compositen: *Antennaria alpina* (Juel 1900), *Taraxacum „officinale"* (Raunkiaer 1903, Murbeck 1904, Juel 1904, 1905, Rosenberg 1909[a]). *Eupatorium glandulosum* (Holmgren 1919), *Hieracium sectio Archieracium* (Ostenfeld und Raunkiaer 1903, Murbeck

1904, Juel 1905, Rosenberg 1906, 1907, 1909[a], 1917, Ostenfeld 1904[a-b], 1906, 1910, 1912, 1921). 7.) *Burmannia coelestis* (Ernst 1909, Ernst und Bernard 1912). (cf. Tischler 1922. p. 615—616).

Es gibt jedoch noch verschiedene andere obligat oder fakultativ apomiktische Pflanzen, bei denen mit genügender Sicherheit Entstehung durch Bastardierung angenommen werden darf. Diese kann m. E. auch sicher angenommen werden bei *Taraxacum albidum* (Ikeno 1910, Osawa 1913), bei *Erigeron annuus* (Tahara 1915, Holmgren 1919), bei dem partiell aposporen *Hieracium excellens* (Rosenberg 1917) und bei den Kleinarten von *Rosa canina*, welche Täckholm (1922) vor kurzem eingehend untersuchte, während bei anderen noch sehr wenig bekannt ist über die Entstehung ihrer Apogamie, speziell weil ihre Chromosomenzahlen nicht so deutlich auf hybriden Ursprung hinweisen. Auch bei diesen ist jedoch eine solche Entstehung nicht ausgeschlossen. Es scheint mir, das Ernst's Hypothese nicht nur für fast alle Fälle von Apogamie eine sehr schöne Arbeitshypothese ist, sondern auch sehr klar den Weg andeutet, welcher eingeschlagen werden muss, wenn man den Ursprung des Polymorphismus, wo dieser mit Apogamie zusammen vorkommt, finden will.

Die unten aufgeführten Untersuchungen werden zeigen, dass auch bei elementaren Arten der sehr polymorphen Sammelspecies *Erophila verna* Apogamie vorkommt. Nachdem ich das Gefundene mitgeteilt habe, hoffe ich im VII. Kapitel zu erörtern, wie m. E. dieser neue Fall den Theorien über Polymorphismus und Apogamie gegenüber steht, und ob es möglich ist, mit Ernst's Hypothese diese Apogamie zu erklären.

KAPITEL II.

Das Material.

Es gibt in den Niederlanden, ebenso wie in allen anderen Ländern Mittel-Europa's, sehr viele verschiedene Kleinarten von *Erophila verna*. Es wäre zwecklos, die vielen Sub-Species, welche in einem bestimmten Gebiet vorkommen, genau bis in alle Finessen zu beschreiben, denn auch mit sehr genauen Beschreibungen ist es unmöglich, mit Sicherkeit festzustellen, ob neugefundene Kleinarten mit schon beschriebenen identisch sind. Die Unterschiede sind oft so gering, dass zwei Exemplare von erblich verschiedenen Kleinarten neben einander gelegt werden müssen, damit die Differenzen sich scharf von einander abheben. Die Beschreibungen nach den üblichen Merkmalen sind dann oft noch gleichlautend, und es müssen Merkmale wie Farbentönung und mittleres Länge- und Breite-Verhältnis der Blätter, Intensität der Behaarung usw. herangezogen werden, damit es möglich wird, andere Exemplare mit der beschriebenen Kleinart zu identifizieren. Solche Merkmale können jedoch nie scharf genug hervorgehoben werden. Es gibt aber noch einen zweiten Grund, weswegen präzise Beschreibungen sehr wenig Zweck haben. Bis jetzt wurden Kleinarten von *Erophila* aus Frankreich und aus verschiedenen Teilen Deutschlands beschrieben und fast alle gefundenen Kleinarten waren verschieden. De Bary glaubte einige von seinen Kleinarten mit Jordan'schen identifizieren zu können, er fand jedoch auch viele ganz neue. Auch die von Rosen

bei Breslau gefundenen *Erophila's* waren neue Formen. Bei den von mir in den Niederlanden gefundenen Pflanzen, konnte ich keine einzige finden, welche ganz mit den von Jordan und Rosen beschriebenen übereinstimmte. Obwohl überall wieder andere Kleinarten vorkommen, ist es nicht vollkommen ausgeschlossen, dass eine bestimmte Kleinart durch Verschleppung an weit von einander entfernten Orten auftritt. Eine solche Verschleppung ist jedoch noch nie sicher festgestellt worden. Auch die Tatsache, dass Kleinarten, welche beisammen gefunden werden, einander meistens sehr ähnlich sind, weist auf eine Entstehung am Fundort hin. Wenn wirklich alle *Erophila*-Kleinarten dort, wo sie gefunden wurden, entstanden sind, so ist es sogar sehr natürlich, dass diese Formen fast immer verschieden sind, und dann ist es zwecklos, sie in Einzelheiten zu beschreiben. Werden später andere Kleinarten gefunden, so ist die Möglichkeit minimal, dass diese Kleinarten schon eher gefunden und beschrieben worden sind. Und wenn wirklich Identität besteht, so kann diese sicherlich nicht den unbedingt mangelhaft bleibenden Beschreibungen entnommen werden.

Wenn ich hier einige Merkmale der wichtigsten von mir untersuchten Kleinarten anführe, so will ich damit die Pflanzen nicht systematisch beschreiben, sondern nur zeigen, wie nahe die Kleinspecies einander stehen. Speziell soll hervorgehoben werden, wie deutlich intermediair *E. confertifolia* zwischen den beiden anderen Kleinarten ist. Dadurch war es möglich, dass diese Kleinart sehr lange als Bastard angesehen wurde. In diesem Fall haben die äusseren Merkmale jedoch irre geführt. Um vor Bastardbestimmung nach intermediairen Merkmalen zu warnen, werde ich die drei Kleinarten hier ziemlich eingehend beschreiben.

Zwei dieser Kleinarten stammen aus der Nähe von Bennebroek (Provinz Noord-Holland), wo sie auf magerem, sandigem Boden wuchsen, die dritte, *E. confertifolia*, fand

Dr. Lotsy in der F_1-Generation seiner Kreuzungsversuche zwischen *E. cochleoides* und *E. violaceo-petiolata*. Sowohl Dr. Lotsy wie auch ich selbst nahmen sehr lange an, dass sie ein wirklicher Bastard war, bis die cytologische Untersuchung dies als unmöglich erkannte.

Erophila cochleoides Lotsy ist eine sehr klein bleibende Pflanze; der Durchmesser ihrer ausgewachsenen Blattrosette ist um die Hälfte kleiner als derjenige der beiden anderen Kleinarten. Die Rosette ist stark beblättert mit kurzen, glänzenden, fleischigen, dunkelgrünen Blättern, welche eine eirunde Lamina und einen kurzen Stiel besitzen. Blattzähne sind nur an sehr alten Blättern vorhanden. Die kräftigen Blütenschäfte bleiben kurz und tragen Infloreszenzen mit sehr vielen Blüten, welche geöffnet ziemlich gross sind. Die Kelchblätter sind klein und rundlich; sie werden früh gelb. Die Petala, zweimal so gross wie die Sepala, sind bis zur Hälfte gespaltet. Reife Schötchen werden frühzeitig braun und stehen horizontal ab. Die ganze Pflanze ist Rosen's *E. cochleata* sehr ähnlich, nur ist letztere Kleinart lange Zeit sehr arm an Haaren, während *E. cochleoides* sich durch äusserst reichliche Behaarung auszeichnet, sogar schon bei den Keimlingen. Die Haare sind vielgestaltig, drei- und vierstrahlige überwiegen, es kommen jedoch auch zwei- und fünfstrahlige vor. Viele Haare sind schlaff und gebogen. Nach ihrem ganzen Habitus gehört *E. cochleoides* den „scaposae" (Rosen 1911) an.

Erophila confertifolia hat eine dichte Rosette von verkehrt-eilanzettlichen, matthellgrünen Blättern. Diese haben einen schmalen, jedoch nicht sehr langen Stiel und sind mit einigen kleinen Zähnen versehen. Die Blätter sind beinahe zweimal so lang wie diejenigen von *E. cochleoides*. Die Blütenschäfte sind viel länger und schlaffer als bei der vorigen Kleinart und biegen sich schon frühzeitig unter der Last reichblütiger Infloreszenzen. *E. confertifolia* gehört zu Rosen's „flexuosae". Die Blüten sind klein und besitzen

schmale Petala, welche nur wenig grösser als die stark behaarten Sepala und bis über die Hälfte gespaltet sind. Die Schötchen sind klein mit keulenförmigem Umriss. Die Behaarung der Blätter und Schäfte ist nicht so stark wie bei *E. cochleoides*, aber die gleichen Haarformen kommen vor. Die Haare sind kurz und gegen Blatt und Schaft angedrückt.

Erophila violaceo-petiolata Lotsy, ist die weitaus grösste Kleinart von allen, welche gefunden worden sind. Ihre Blätter sind dünn, hellgrün und kraftlos. Sie schmiegen sich schon frühzeitig dem Boden an und bilden eine weitläufige Rosette, welche, wenn die Pflanzen frei stehen, einen Durchmesser von 10—12 cM. haben kann. Die Blattlaminae sind verkehrt-lineal-lanzettlich, allmählich in den Blattstiel verlaufend und haben eine durch treppenförmige Bezahnung zugeschärfte Spitze. Aus der Rosette treten viele lange aber kraftlose Blütenschäfte hervor („flexuosae"). Die Inflorescenzen sind arm an Blüten, aber die Blüten selbst sind sehr gross. Die Kronblätter können mehr als zweimal so gross werden wie die Kelchblätter und sind sehr tief gespaltet. Die Schötchen werden gross und runzelig, die Behaarung ist spärlich. Die Blatthaare sind meistens zwei- oder dreistrahlig, einfache Haare sind jedoch auch nicht selten.

Im allgemeinen bilden diese drei Kleinarten eine Reihe, deren Glieder gleich weit auseinanderstehen mit *E. confertifolia* in der Mitte.

Die Behaarung darf bei *Erophila*-Kleinarten sicher nicht systematisch verwertet werden. Die Dichte is meistens wohl bei allen Individuen einer Kleinart dieselbe, aber sie variiert sehr mit dem Alter, während sie auch nicht an allen Teilen der Pflanze gleich ist. Keine der Kleinarten besitzt eine eigene, sehr aparte Haarform. Bei allen kommen wohl zwei- bis vierstrahlige Haare vor, sehr oft auch einfache und fünfstrahlige. Nur die am allgemeinsten vorkommende Haarform ist bei verschiedenen Kleinarten eine andere.

Die Merkmale, welche für die Kleinarten-Unterscheidung wichtig sind, speziell die Blattform, treten bei Kultur in einem Gewächshaus viel deutlicher hervor als draussen am natürlichen Standort. Rosen (1911) macht darauf aufmerksam, dass sie in gedämpftem Licht und bei feuchter Luft charakteristischer hervortreten. Die gleiche Beobachtung konnte ich auch machen und ferner, dass von zwei Pflanzen im gleichen Alter und auf genau derselben Mischung von Erde und Sand, wovon jedoch die eine im Gewächshaus und die andere im Garten gezüchtet wird, die erstere viel grösser wird, sich jedoch weniger kräftig entwickelt als die letztere. Pigmentflecke, wie Rosen sie bei verschiedenen Kleinarten bemerkte, kamen nur an der Basis der Blattlamina bei *E. violaceo-petiolata* vor. Im gedämpften Licht im Wärmhaus traten sie nie auf, auch nicht im kalten Vegetationshaus bei erheblich viel direktem Sonnenlicht. Die Blätter der genannten Kleinart brachten 1921 und 1922 auch im Garten nur ganz kleine, kaum sichtbare rote Flecke unten an der Lamina hervor, während 1923 schon eine Woche später, nachdem ein Teil der Pflanzen hinausgesetzt wurde, die rote Farbe viel stärker hervortrat. Zu Beginn der Blütezeit war von den meisten Blättern mehr als die Hälfte der Lamina purpurrot. Die beiden anderen Kleinarten wiesen nie Pigmentflecken auf. Das Pigment tritt also bei *E. violaceo-petiolata* nur auf, wenn sie in direktem Sonnenlicht steht. Das Licht darf jedoch nicht zu stark sein, denn die fast pigmentlosen Pflanzen von 1921 und 1922 bekamen viel mehr Sonnenlicht als die purpurrot pigmentierten Pflanzen von 1923. Gerade in diesem Jahr war der Himmel während der Blütezeit fast andauernd bedeckt. Die Pigmentierung bei einigen Kleinarten ist wohl ein erbliches Merkmal, aber sie ist sehr modifizierbar. Auch in anderen Beziehungen zeigten die unter verschiedenen Bedingungen kultivierten *Erophila*'s deutliche Modifikationen.

Die reifen Schötchen der verschiedenen Kleinarten zeigen auch beträchtliche Unterschiede. Bei *E. cochleoides* sind sie länglich oval mit rundem Umriss. Sie enthalten 44—48 Samen. Die Schötchen von *E. confertifolia* haben dieselbe Grösse und Gestalt wie die Vorhergenannten, nur stehen sie nicht horizontal, sondern hängen im reifen Zustand meistens vertikal herunter. Sie haben 47—53 Samen. *E. violaceo-petiolata* schliesslich zeichnet sich durch sehr grosse, runzelige Schötchen aus, welche 51—58 Samen enthalten.

Die Keimung der Samen geht sehr schnell vor sich. In eine feine Erde-Sandmischung gesät, waren nach drei bis vier Tagen schon die ersten Keimlinge von *E. confertifolia* zu sehen. *E. violaceo-petiolata* braucht hierzu meistens zwei Tage länger, während *E. cochleoides* wohl 10 Tage auf sich warten lässt. Um den Keimungsprozentsatz der Samen zu untersuchen, wurden von jeder der drei Kleinarten 200 Stück, welche hierzu nicht speziell ausgesucht waren, in grosse Töpfe, gleiche Erde-Sandmischungen und unter gleichen Bedingungen gesät. *E. cochleoides* ergab 143 Keimlinge aus 200 Samen, *E. confertifolia* 192 und *E. violaceo-petiolata* 164. In jeder Beziehung zeigte sich also *E. confertifolia* als die kräftigste. Auch blühte sie viel eher als die anderen Kleinarten. *E. cochleoides* blüht sehr spät. Die Beobachtung Rosen's, dass die „flexuosae" eher blühen als die „scaposae", wurde also bestätigt. Bildungsabweichungen, welche Rosen häufig auftreten sah, wie rudimentäre Blüten mit mangelhaften Sepala und Petala, Keimpflanzen mit drei Kotyledonen usw. wurden nie beobachtet. Es wurde jedoch auch nicht speziell nach solchen Abweichungen gesucht, sodass ihr Vorkommen nicht ausgeschlossen ist, aber bestimmt treten sie nicht oft auf.

Wenn die ersten Blütenschäfte frühzeitig abgeschnitten werden, so treten schon einige Tage später verschiedene andere hervor, wenigstens eine Woche eher als sonst. Die

Pflanzen blühen dann auch reichlicher, als wenn die ersten Schäfte nicht abgeschnitten sind. Eine *E. violaceo-petiolata*-Pflanze z. B., deren erste zwei Blütenschäfte abgeschnitten waren, blühte eine Woche später an 18 Schäften, obwohl es von diesen im normalen Falle eigentlich nur 8—11 gibt.

Abweichende biologische Besonderheiten wurden nicht beobachtet. Die Blüten öffnen sich an schönen Tagen schon ungefähr eine halbe Stunde nach Sonnenaufgang. Von den Bestäubungsverhältnissen wird im nächsten Kapitel noch die Rede sein. Insekten fand ich in den Blüten nie. Müller (1873) und Rosen (1889) geben jedoch verschiedene Bienenarten und Fliegen als Besucher an, so dass meine in dieser Hinsicht negativen Beobachtungen wohl auf Zufall beruhen werden. Selbstbestäubung tritt schon auf, bevor die Blüte sich zum ersten Mal öffnet. So wie Rosen (1911 P. 397) mitteilt, kann diese erste Bestäubung recht gering bleiben. Auf dem Stempel von Knospen, welche kurz vor dem Aufblühen fixiert waren, wurde von mir mikroskopisch fast immer das Vorhandensein von Pollen festgestellt.

Ausser den drei genannten und näher untersuchten Kleinarten, wurden an verschiedenen Orten in den Niederlanden noch viele andere Sub-Species von *Erophila verna* gefunden, immer auf magerem Sandboden. Ueberall, wo sie in grösseren Mengen gefunden werden, kommen mehrere Kleinarten nebeneinander vor. Im neuen Botanischen Garten der Universität Utrecht, „Cantons Park" zu Baarn, fand ich von vier Kleinarten Tausende von Exemplaren zusammen. Die Kleinarten wuchsen alle vier auf eigenen Stellen, von einander abgesondert, jedoch nicht weiter als einige Meter von einander entfernt. Es sind grossblütige Arten, eine jedoch durch Blattform abweichend, eine andere durch tiefgrüne Farbe usw. Auch an anderen Orten konnte ich feststellen, dass die zusammen vorkommenden Kleinarten sehr nahe mit einander verwandt sind.

Weil ich zufällig über Samen von *Draba hirta* verfügen konnte, welche Dr. G. J. van Oordt von einer Expedition nach Spitzbergen mitgebracht hat, versuchte ich, diese *Draba*-Art in die Untersuchung mit aufzunehmen. Leider gelang es mir jedoch nicht, diese Art, welche in Spitzbergen Ende Juli blüht, zur Blüte zu bringen. Die Pflanzen bekamen einen ganz anderen Habitus wie die von Spitzbergen mitgenommenen Elternpflanzen, sie waren viel grösser und hatten eine hohe, äusserst lockere Blattrosette, welche normal dicht und gedrungen ist. Nachdem die Pflänzchen sich von März bis Februar des nächsten Jahres, in den Wintermonaten im Gewächshaus, sehr üppig vegetativ entwickelt hatten, gingen sie ein, ohne geblüht zu haben.

KAPITEL III.

Experimentelles.

Als Dr. Lotsy vor einigen Jahren *Erophila's* in Kultur nahm, versuchte er zuerst herauszufinden, ob es möglich sei, die so sehr kleinen Blüten zu kastrieren. Dies war Rosen nicht gelungen. Lotsy hatte jedoch das Glück, über einige ziemlich grossblütige Kleinarten verfügen zu können. Die Kastration gelang ihm bei *E. cochleoides*. Er belegte die Narben verschiedener kastrierter Blüten reichlich mit Pollen von *E. violaceo-petiolata*. Aus dieser Kreuzung erhielt er 201 Nachkommen. Hiervon waren 200 Exemplare reine *E. cochleoides*, nur mit kleinen Modifikationen, welche bei *Erophila* immer auftreten. Neben diesen 200 der Mutter gleichen Exemplaren trat eine abweichende Pflanze auf, eine intermediaire Form, welche als Bastard angesehen wurde und auch wirklich vollkommen den Typus eines Bastardes zwischen den beiden benutzten Elternpflanzen besass. Seitdem (1920) haben alle Pflanzen, auch die intermediaire Form, konstante Nachkommen geliefert. Diese Ergebnisse brachten Dr. Lotsy zu der Ueberzeugung, dass hier apomiktische Fortpflanzung im Spiel sei und dass dies vielleicht auch der Fall bei einigen von Rosen benutzten Kleinarten gewesen ist. Sicher zu entscheiden ist die Frage der Apomixie nur durch cytologische Untersuchung, weshalb Dr. Lotsy mich bat, diese ausführen zu wollen. Wenn die Apomixie obligat ist, so könnte ein zweites Problem dazu kommen, nämlich

das Problem der Entstehung von der intermediairen Form. Die Cytologie hat jedoch den Beweis erbracht, dass die intermediaire Form sicher kein Bastard ist. Darum glaube ich, dass diese vollkommen konstant bleibende Form ein Individuum einer dritten Kleinart ist, welche ich, wegen der äusserst dichten Rosette *E. confertifolia* nennen möchte. Ein besonderes Problem der Entstehung dieser Pflanze besteht also nicht. Wie sie jedoch in die F_1-Aussaat, welche in einem insektenfreien Gewächshaus gezüchtet wurde, hineingekommen ist, steht noch nicht fest.

Rosen hat Kreuzungsversuche gemacht, bei denen er nicht kastrierte, sondern die Narben sehr frühzeitig reichlich mit fremdem Pollen belegte. Er bekam in vielen Fällen jedoch ausschliesslich der Mutter gleiche Pflanzen. Lotsy hat wohl kastriert und die Narben nachher mit fremden Pollen belegt. Er bekam auch nur der Mutter gleiche Individuen. Das neue in seinen Versuchen war also die Tatsache, dass auch kastrierte Blüten sich bei Kreuzungsversuchen so verhielten wie die nicht kastrierten von Rosen. Aus diesen Ergebnissen meint Lotsy schliessen zu können dass hier Apogamie aufgetreten ist. Das Wort Apogamie benutzt er dabei in seiner weitläufigsten Bedeutung, also identisch mit Apomixie. Welche Art von Apomixie auftritt, kann natürlich nur durch cytologische Untersuchung erkannt werden.

Die Resultate Lotsy's machten es unbedingt sehr wahrscheinlich, dass Apogamie im Spiel ist. Ich kann jedoch nicht vollkommen mit ihm einverstanden sein, wenn er meint, seine Versuche haben die Apogamie schon bewiesen. M. E. darf man, abgesehen von cytologischen Untersuchungen, nur mit Sicherheit auf apomiktische Fortpflanzung schliessen, wenn die Blüten, nachdem sie kastriert und gleich nachher isoliert werden, dennoch Samen liefern. In vorliegendem Fall wurde nach der Kastration mit fremdem Pollen bestäubt. Mit absoluter Sicherheit darf also nicht

auf Apogamie geschlossen werden. Aber die Wahrscheinlichkeit war schon nach Lotsy's Versuchen gross, und die Vermutung also sehr berechtigt.

Nachdem im Frühling 1921 mehrere Exemplare der drei beschriebenen Kleinarten in ein Gewächshaus im Botanischen Garten zu Utrecht gebracht worden waren, versuchte ich selbst auch, die Kastration zustande zu bringen. Hierzu wurden junge Pflanzen genommen, welche erst ein oder zwei Blütenschäfte besassen. Alle offenen Blüten und die gesamten Knospen wurden entfernt ausser zwei oder drei älteren Knospen, welche ungefähr gleich alt waren und schon so gross, dass sie bald aufblühen würden.

Die Kastration von *Erophila* ist sehr schwierig. Die Bestäubung beginnt meistens schon in der noch geschlossenen Knospe. Ueber die Bestäubungsverhältnisse teilt Rosen (1911) Folgendes mit: „Die Staubbeutel stehen in der aufrechten, reifen Knospe etwas höher als die Narbe. Da sich die Antheren nach innen öffnen, so wird meist schon vor dem Aufblühen etwas Pollen auf die randständigen Papillen fallen. Wenn sich gegen Mittag die Blüte wieder schliesst, so hat die Narbe die Höhe der Antheren erreicht oder überschritten" (l. c. p. 387). Ich konnte die Bestäubung meiner *Erophila's* genau beobachten und stellte einige Tatsachen fest, welche etwas von Rosen's Mitteilungen abweichen. Werden von einer geschlossenen Knospe kurze Zeit, ja sogar noch eine Stunde vor dem Aufblühen, die Sepala und Petala frei präpariert, so ist es deutlich zu sehen, dass die Antheren noch kürzer sind als der Fruchtknoten. Am Tage des Aufblühens, das an sonnigen Tagen sehr früh morgens kurz nach Sonnenaufgang geschieht, fangen die Antheren ungefähr eine halbe bis eine Stunde vorher an, schneller zu wachsen. Sie wachsen an dem Rand der Narbe vorbei; die Pollenhöcker haben sich inzwischen intrors geöffnet, und die ersten Körner kleben zwischen den Narbenpapillen fest. Kurz nachher öffnet sich die Blüte

zum ersten Male. Bei dieser Bestäubung war der Kontakt zwischen Narbe und Antheren nur sehr lose. Eine zweiter Kontakt und eine zweite Bestäubung finden erst am Nachmittag statt. Narbe und Antheren sind dann meist gleich hoch. Hierüber schreibt Rosen (1911 p. 387): „Die Kronblätter, welche in der offenen Blüte fast um 90° nach aussen gebogen waren, strecken sich gerade und legen sich dem Fruchtknoten an. Hierdurch können die Staubbeutel der Narbe unmittelbar angepresst werden, erreichen sie aber nicht mehr die Höhe der Narbe, so kommt natürlich keine Selbstbestäubung zustande, falls die Blüte in ihrer aufrechten Stellung verbleibt. Einige unserer Kleinspecies zeigen aber die Eigentümlichkeit, sich während des Schliessens zu neigen". Diese Beobachtungen Rosen's kann ich vollkommen bestätigen. Am ersten Tag nach dem Aufblühen schliessen die Blüten sich sehr bald wieder. Eine solche junge geschlossene Blüte ist einer wirklich geschlossenen Knospe sehr ähnlich. Nur ist bei ersterer die Narbe schon voll bestäubt, während wirkliche Knospen vor dem Aufblühen nur Pollenkörner am Rand tragen können.

Die Schwierigkeit der Kastration hat verschiedene Gründe. Wenn von einem Blütenstand alle Blüten und Knospen weggeschnitten sind ausser zwei oder drei, welche für die Kastration benutzt werden, so werden diese letzteren nicht mehr in der Gesamtheit des Blütenstandes festgehalten, sondern sie stehen ganz frei von einander auf zarten, fragilen Stielchen. Eine nur schwache Berührung mit Pinzette oder Nadel genügt, um die Knospen abfallen zu lassen. Ist man so weit, dass Narbe und Antheren frei liegen und hat man das Glück gehabt, eine Blüte zu treffen, welche wirklich sehr bald nachher aufblühen würde, dann sind auch die Pollenkörner so dick und reif, dass schon ein kleiner Stoss genügt, damit die Pollensäcke sich öffnen und die Pollenkörner freikommen, und die Kastration ist misslungen! Die allergrösste Schwierigkeit ist jedoch, dass

wenn die Knospen zu früh geöffnet werden, die ganze Blüte ihre weitere Entwicklung meistens einstellt. Nur einmal ist es mir gelungen, eine am Abend vor dem Aufblühen geöffnete Knospe zur weiteren Entwicklung zu bringen. Nur wenn die Knospen morgens früh vor Sonnenaufgang und bevor die Antheren mit ihrem schnelleren Wachstum anfangen, geöffnet und kastriert werden, kann man auf guten Erfolg rechnen. Wenn am Tag vorher die Antheren schon fortgenommen waren, so wurden oft die Narben nicht mehr reif, nicht mehr klebrig und also nicht empfängnisfähig. Die Fruchtknoten sahen dann bald sehr verkümmert aus und starben frühzeitig ab. Die Oeffnung der Knospen und die Kastration muss also stattfinden, wenn die Narbe schon fertig ist, um Pollenkörner zu empfangen, und wenn die Antheren bald mit ihrem schnelleren Wachstum und mit der Oeffnung ihrer Säcke anfangen werden, also frühmorgens, kurz vor oder gleichzeitig mit Sonnenaufgang.

In dieser Weise ausgeführt, gelangen mir Oeffnung und Kastration einige Male sehr gut. Die Blüten setzten ihre Entwicklung fort, und kein einziges Pollenkörn kam bei den Manipulationen frei. Das ganze Pflänzchen wurde unter den Objekttisch der Binokulärlupe gesetzt und Kelch und Krone mit einem scharfen Skalpell geöffnet. Eine Präpariernadel wurde vorsichtig zwischen Filament und Fruchtknoten gebracht, damit die Antheren nicht bei ihrer Entfernung noch aufreissen und Bestäubung bewirken würden. Zwischen dieser und einer zweiten Nadel wurde das Filament durchgedrückt und die Anthere mit einer feinen Pinzette entfernt. So gelang die Kastration sogar noch eine halbe Stunde, bevor die Blüte sich sonst selbst bestäubt hätte. Die hellgelben Pollenkörner sind mit der Lupe sehr deutlich auf der grünen Narbe zu entdecken, so dass gleich kontrolliert werden konnte, ob die Narbe wirklich völlig pollenfrei war.

Im Anfang wurden die Blüten, nachdem sie für Kreuzungsversuche mit fremdem Pollen bestäubt waren, in dünnen Gaze- oder Seidesäckchen isoliert. Eine solche Isolierung ist jedoch nie vollkommen einwandfrei, weil die Blüten sich nicht unter normalen Aussenbedingungen entwickeln. Darum wurden die kastrierten Pflanzen auch einige Male frei in andere Gewächshäuser oder geschützte Teile des Gartens gesetzt. Dieses konnte geschehen, weil im Botanischen Garten zu Utrecht und in seiner Umgebung ganz und gar keine *Erophila's* wild wachsen und alle nicht kastrierten Pflanzen in einem gut abgeschlossenen Teil der Gewächshäuser beisammen standen. Die Narben wurden auch noch regelmässig kontrolliert, aber sie blieben pollenfrei.

Um selbst auch die Kreuzung *E. cochleoides* × *violaceo-petiolata* auszuführen, kastrierte ich im Ganzen 16 Blüten von *E. cochleoides* und belegte die Narben reichlich mit Pollen von *E. violaceo-petiolata*. Es zeigte sich schon bald, dass die Kastrationstechnik nicht so gut gewesen war, wie sie eigentlich sein sollte. Vier der Blüten entwickelten sich überhaupt nicht weiter; sie waren wahrscheinlich zu früh geöffnet und kastriert worden. Aber auch von den anderen 12 waren sicher viele, wenn nicht alle, beim Präparieren etwas beschädigt. Drei Blüten setzten ihre Entwicklung wohl einige Zeit fort, erreichten jedoch die normale Grösse einer erwachsenen Blüte nicht. Die Fruchtknoten wurden bald braun und vertrockneten. Sie sind unbedingt beschädigt gewesen. Es blieben also 9 Blüten übrig, unter 5 Pflanzen verteilt. Die Fruchtknoten fingen bald an, dick zu werden, so dass doch noch eine gute Ernte erwartet wurde. Während eines Gewitters wurden von zwei Pflanzen, welche im Garten standen, die 4 Fruchtknoten weggeschlagen. Die anderen 5 Blüten blieben intakt und lieferten reife Früchte, welche nicht so gross wurden wie bei nicht kastrierten Pflanzen. Ausserdem waren sie sehr runzelig und sahen schlecht aus. Nachdem sie getrocknet waren, zeigte sich,

dass zwei Früchte jede nur 4 gesund aussehende Samen enthielten, eine 7, eine 9 und die letzte 19, so dass im Ganzen 43 Samen geerntet wurden. Dass die Früchte nicht samenreicher waren, ist sicher eine Folge der Kastrationsmethode. Die 43 Samen wurden im nächsten Jahr ausgesät, es entstanden 31 Keimlinge, von denen 2 Kümmerlinge blieben. Die übrigen 29 Pflanzen waren alle normale *E. cochleoides*-Exemplare.

Auch wurde versucht, die reziproke Kreuzung, *E. violaceo-petiolata* × *cochleoides* auszuführen, jedoch nur bei wenigen Blüten. Die Kastration von *E. violaceo-petiolata* ist bequemer als die der beiden anderen Kleinarten, weil die Blüte grosser ist und weil die Kelchblätter bequemer frei zu präpariren sind, die Antheren haben dann mehr Raum und liegen nicht so dicht den Fruchtknoten angepresst. Das Resultat dieses Kreuzungsversuches waren im Ganzen nur 16 Samen, welche 12 ausgewachsene Pflanzen hervorbrachten, alles Exemplare von *E. violaceo-petiolata*. Ausserdem wurden noch folgende Kreuzungen versucht: *E. confertifolia* × *cochleoides*, *E. cochleoides* × *confertifolia*, und *E. violaceo petiolata* × *confertifolia*. Die Kastration von *E. confertifolia* ist äusserst schwierig. Die vier aus den zuerst genannten Kreuzungsversuchen erhaltenen Samen brachten wieder *E. confertifolia* hervor. *E. cochleoides* × *confertifolia* ergab überhaupt kein Resultat, während *E. violaceo-petiolata* 8 Tochterindividuen lieferte, alle wieder der Mutter gleich.

Meine Kreuzungsversuche hatten also dasselbe Resultat wie Lotsy's Versuch. Während er jedoch über eine F_1-Generation von 201 Individuen verfügen konnte, sind die Zahlen meiner Tochtergenerationen bedeutend geringer. An sich hätten sie wenig Wert, wenn sie nicht weiter ausgedehnte Versuche bestätigten. Nach Lotsy's Arbeit sind sie jedoch wertvoller, speziell auch, weil sie darauf hindeuten, dass dieselben Erscheinungen von *E. cochleoides* auch bei anderen Kleinarten auftreten.

Sicherheit, welche Art von eventueller Apomixie hier im Spiel ist, konnte natürlich nur ausschliesslich durch cytologische Untersuchungen erbracht werden. Absolute Sicherheit, ob wirklich Apomixie auftritt, könnte auch gegeben werden, wenn kastrierte und gleich nachher, ohne Fremdbestäubung, isolierte Blüten Samen hervorbringen. Im Anfang waren keine Versuche angestellt worden, um dies zu untersuchen, weil alle kastrierten Blüten für Kreuzungsversuche benötigt waren. Sowohl 1922 als auch 1923 wurden jedoch noch einige Blüten mit diesem Ziel kastriert und isoliert. Nachdem die Apogamie schon durch cytologische Untersuchungen festgestellt worden war, wurden diese Versuche doch weitergeführt, um zu prüfen, ob vielleicht Pseudogamie im Spiel sein könnte. Vielleicht wäre die Bestäubung notwendig, um die apomiktische Entwicklung auszulösen. Eine solche Entwicklungserregung wird, wie bekannt, angenommen bei *Rubus nemoralis* (Lidforss 1914) und bei *Zygopetalum Mackayi* Hook (Suessenguth 1923). Ernst (1918) meint, dass sie auch auftritt bei *Thalictrum purpurascens* (Overton 1904), bei *Atamosco texana* (Pace 1913) und bei *Primula kewensis* (Pellew u. Durham 1916).

Leider sind den Isolierungsversuchen keine sicheren Resultate zu entnehmen. Es wurden 1922 vier Pflanzen, jede mit drei kastrierten Blüten, isoliert. Die Fruchtknoten wuchsen wohl weiter und wurden etwas dicker als die an zu früh geöffneten Blüten, gingen jedoch bald ein. Sie waren dann noch so klein, dass unmöglich festgestellt werden konnte, ob die Weiterentwicklung der Samenanlagen schon angefangen hatte. Die Versuche wurden 1923 mit 8 Blüten wiederholt, wieder mit demselben Resultat. Die Folgerung, dass wirklich die Bestäubung für die Entwicklung nötig ist, darf jedoch nicht gezogen werden, weil bei der äusserst schwierigen Kastration kleine Beschädigungen grosse Folgen haben können und dadurch ganz andere Resultate

auswirken. Die Möglichkeit, dass die Bestäubung als Reiz notwendig ist, scheint mir dennoch nicht ausgeschlossen zu sein.

Versuche, Pollenkörner künstlich zur Keimung zu bringen, werden im VI Kapitel behandelt, wo auch ihre Enstehung und ihr weiteres Verhalten beschrieben werden.

KAPITEL IV.

Methodik und allgemeine cytologische Ergebnisse.

§ 1. Methodik.

Die Blütenknospen, in welchen die Reduktionsteilungen von Embryosackmutterzelle und Pollenmutterzelle stattfinden, sind bei *Erophila* so ausserordentlich klein, dass es unmöglich ist, solche ganz jungen Knospen einzeln zu behandeln. Im Stadium der Pollenmutterzellteilung sind sie nicht grösser als einen halben Millimeter im Durchmesser und während der Embryosackmutterzellen-Entwicklung höchstens doppelt so gross. Auch im Paraffinblöckchen können sie nicht einzeln geordnet werden. Darum wurden immer ganze Blütenstände fixiert, eingebettet und geschnitten. Dies hat auch den Vorteil, dass sich in jedem Schnitt Teile von verschieden alten Knospen befinden. Die Schnittserien müssen jedoch sehr gross sein, denn in vielen Schnitten befindet sich kein einziges erwünschtes Stadium.

Von den Fixiermitteln ergab Carnoy's Chloroform — Alkohol — Eisessig die besten Resultate. Auch Juel's Gemisch und Alkohol (3) — Eisessig (1) waren sehr gut verwendbar, aber die Fixierung der Chromosomen ist nicht so gut wie mit Carnoy's Gemisch. Schwache Flemming war unbrauchbar. Die Fixierung des Plasmas liess sich hiermit wohl sehr gut machen, aber die Färbungsunterschiede treten sehr undeutlich hervor, auch mit den schönsten Farbungsmitteln. Die Schnitte wurden mit einem Mikrotom

von Reinhold Giltay, nach Einbettung in Paraffin, gemacht. Die meisten Schnitte wurden mit einer Dicke von 5μ gemacht, für Embryosackschnitte und für Pollenmutterzellen genügt $7^1/_2$—10μ.

Als Färbungsmittel wurde Heidenhain's Eisenhaematoxylin benutzt, womit wesentlich schönere Präparate erzielt wurden als mit Safranin und mit Flemmming's dreifacher Färbung. Die Chromosomen färbten sich am schönsten bei Benutzung von einer starken Haematoxylinlösung, 2—$2^1/_2$ %, nach 2—3 Stunden Beizung. Eine halbe bis dreiviertel Stunde Färbung genügte.

Aus den Präparaten ging hervor, dass es sehr wenig Unterschied macht, wann die Blütenstände fixiert werden. Knospen, welche Nachmittags 3 Uhr fixiert waren, wiesen, ebenso wie morgens 6 Uhr fixierte, in Teilung begriffenen Sporenmutterzellen auf.

Die Zeichnungen wurden mit Abbe's Zeichenapparat hergestellt unter Anwendung von Zeiss' homogener Immersion 2 mm. und den Kompensationsokularen 8, 12 und 18. Die Zeichnungen wurden vom Laboratoriumszeichner A. de Bouter kopiert und auf die erwünschte Grösse gebracht.

§ 2. Der Ruhekern und die vegetativen Teilungen.

Um die diploide Chromosomenzahl zu ermitteln, wurden zuerst Schnitte durch junge Keimwurzeln gemacht. Hiervon brauchbare Präparate zu bekommen war jedoch fast ausgeschlossen. Die Keimwürzelchen, deren Spitzen noch im Wachstum begriffen waren, vermochten wegen ihrer Zartheit sogar den harmlosesten Fixierungsmitteln keinen Widerstand zu leisten. Und wenn sie bei der Fixierung noch nicht gänzlich zerdrückt waren, so geschah dies doch meistens bei der Einbettung in Paraffin. Die Würzelchen

sind dort, wo die meisten Kernteilungen stattfinden, nur vier bis sechs Zellreihen dick, so dass auch bei den wenigen besseren Präparaten nur selten brauchbare Teilungsstadien zu beobachten waren. Glücklicherweise waren gute Schnitte durch Stengelspitzen bequemer zu bekommen. Diese Spitzen bleiben meistens sehr schön intakt, erstens weil sie während der Behandlung durch die umliegenden jungen Knospen geschützt werden und zweitens, weil sie viel kräftiger sind als die Wurzelspitzen. Sowohl in diesen Stengelschnitten als auch in sehr jungem Nucellusgewebe wurden häufig schöne vegetative Kernteilungsfiguren gefunden.

Die Kerne von *Erophila* sind sehr regelmässig gebildet; abweichende Formen von Ruhekernen wurden nie gefunden. Zwei Sachen fallen jedoch gleich ins Auge, nämlich die Kleinheit der Kerne und die im Verhältnis dazu überaus grossen Nucleolen. Die hier mitzuteilenden Dimensionen sind alle an Kernen, fixiert mit Carnoy, gemessen. Eventuelle Kontraktionen brauchen also bei der Vergleichung der Dimensionen nicht berücksichtigt zu werden. Ich glaube jedoch, dass solche Kontraktionen hier ausgeschlossen sind, da auch Flemming-Präparate genau dieselben Zahlen ergaben; auch von „hellen Räumen" wurde nichts gesehen. Die Kerne sind fast rund, jedoch mit einem konstanten Verhältnis der Hauptdimensionen. Die Nucleolen sind vollkommen kugelig. Alle Zahlen sind Durchschnittszahlen aus 40 Messungen.

	E. cochleoides.	*E. confertifolia.*	*E. violaceo-petiolata.*
Hauptdimensionen der Kerne in der Stengelspitze	3,2 × 3,8 μ	3,4 × 4,1 μ	3,4 × 4 μ
Hauptdimensionen der Kerne im älteren Nucellusgewebe	3,6 × 3,9 μ	3,2 × 4 μ	3,7 × 4,1 μ
Mittlerer Durchmesser aller älteren Kerne	3,62 μ	3,67 μ	3,8 μ

Mittlerer Durchmesser von jüngeren Nucelluszellen	2,75 μ	2,65 μ	2,87 μ
Durchmesser der Nucleolen in erwachsenen Zellen. . . .	1,27 μ	1,8 μ	3,25 μ

Aus diesen Zahlen geht wohl hervor, dass die verschiedenen elementaren Arten ungefähr gleich kleine Kerne besitzen. Die Grösse der Nucleolen ist jedoch in den drei Arten verschieden. Die Ruhekerne von *E. violaceo-petiolata* sind fast gänzlich vom Nucleolus gefüllt.

Wenn die Dimensionen mit denjenigen, welche bei anderen Phanerogamen gefunden sind, verglichen werden, so zeigt sich, dass die Kerne von *Erophila* zu den Kleinsten gehören, welche bis jetzt bei höheren Pflanzen gefunden sind. Nach Tischler's Angabe (1922, p. 27—32) sind bisher die kleinsten Kerne unter den Phanerogamen gefunden bei *Myosotis alpestris* im Stammvegetationspunkt 3 μ (Strasburger 1893), in Markstrahlen von *Robinia pseudacacia*, 1,5 : 3 μ (Schorler 1883) und bei *Primula elatior* in generativen Kernen der Pollen-Körner 2,4—3,5 μ (Tischler 1918). Durchschnittswerte von weniger als 3 μ, so wie bei *Erophila*, wurden bisher also nur in besonderen Geweben gefunden. Die Kerne der Sporenmutterzellen von *Erophila* sind grösser als diejenigen der vegetativen Zellen, und ihre Dimensionen weichen auch nicht so sehr von den bei anderen Phanerogamen gefundenen Zahlen ab. So wurden z. B. folgende Durchschnittszahlen gefunden für:

	E. cochleoides.	*E. confertifolia.*	*E. violaceo-petiolata.*
Kerne der Embryosackmutterzellen in Synapsis	6—7 μ	6—7 μ	7—8 μ
Id. während der Schein-Diakinese . .	8 : 11 μ	10 : 12 μ	10 : 12 μ

Kerne der Pollenmutterzellen in Synapsis	5—6 μ	5—6 μ	6—8 μ
Id. während der Diakinese.	9 μ	9 μ	11—12 μ
Pollenkörner mit Exine	14—16 μ	14—16 μ	14—16 μ

Im allgemeinen sind also die Dimensionen bei *E. violaceo-petiolata* auch hier die grössten.

Die Kerne der Tapetumzellen in den Pollenhöckern besitzen meistens zwei Kerne. Oft kommen auch Tapetumzellen mit 3—6 Kernen vor, wovon in Fig. 1 eine abgebildet ist.

Die vegetativen Kernteilungen finden bei *E. cochleoides* und *E. confertifolia* nach dem typischen Schema statt. Die Chromosomzahlen waren mit Sicherheit nur in sehr späten Prophasen kurz vor der Teilung festzustellen. Als diploide Zahlen wurden 12 für *E. cochleoides* (Fig. 2) und 24 für *E. confertifolia* (Fig. 3) festgesetzt. Eine in allen Teilungsstadien deutlich hervortretende Eigentümlichkeit ist, dass alle Chromosomen paarweise liegen. Dies ist schon bei vielen Pflanzen beobachtet worden; bekannte Beispiele davon sind *Galtonia candidans* (Strasburger 1905) und *Spinacia oleracea* (Stomps 1910). Bei diesen beiden Pflanzen liegen die Chromosomen ebenso deutlich in Paaren wie bei *Erophila*. Die paarweise Lagerung, welche auf eine sehr starke Affinität zwischen den elterlichen Chromosomen hindeutet, ist nicht nur in den Polansichten von späten Prophasen deutlich zu sehen, sondern auch schon bei der Differenzierung der Schleifen aus dem Kerngerüst. Sogar nach stattgefundener Teilung ist in den Anaphasen noch wohl einmal die paarweise Lagerung zu erkennen.

Die Paare liegen oft auch in einer bestimmten Reihenfolge in dem Kern gelagert. So wurden in den Kernen von *E. confertifolia* einige deutlich zu unterscheidende Paare von sehr langen Chromosomen (Fig. 3 a u. b)

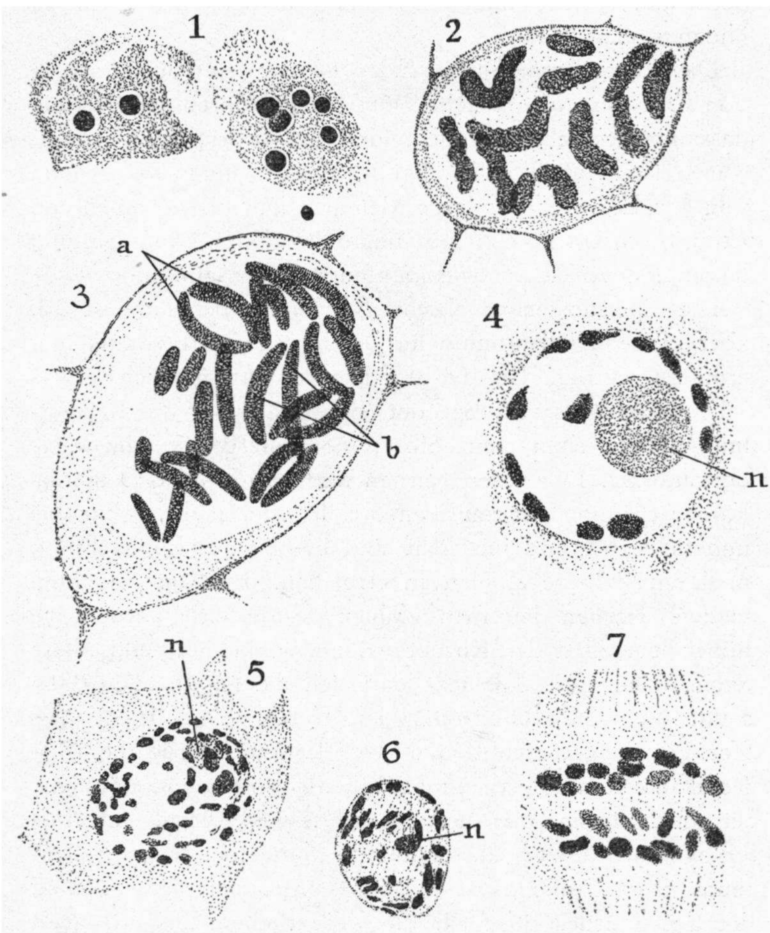


Fig. 1—7. 1 Tapetumzelle aus einer Anthere von *E. cochleoides*. 2 Vegetative Kernplatte von *E. cochleoides*. 3 Idem von *E. confertifolia*. 4 Vegetative Prophase von *E. violaceo-petiolata*. 5 u. 6 Chromosomenzerfall in *E. violaceo-petiolata*. 7 Kernspindel von *E. violaceo-petiolata* in Seitenansicht. n (in allen Figuren) = Nucleolus. Vergr. 1, 5, 6: 1100 ×; id. 2, 3, 4, 7: 2200 ×.

gefunden, welche ungefähr immer an derselben Stelle zu finden sind.

Die Chromosomen von *E. cochleoides* sind dicker als die von *E. confertifolia*, welche letztere sich dadurch auszeichnen, dass ihre Paare oft Ringe bilden. Die Form der Chromosomen ist in allen Stadien bei der einen Kleinart abweichend von der Form der anderen Kleinart; die Chromosomen von *E. confertifolia* können also unmöglich durch Längsspaltung derjenigen von *E. cochleoides* entstanden sein.

Die Chromosomenzahl von *E. violaceo-petiolata* ist 12, aber diese Zahl konnte nur nach vielen Schwierigkeiten ermittelt werden. Bei dieser Kleinart tritt nämlich etwas sehr Besonderes auf. Bei der Beobachtung von Kernteilungsstadien sieht man sofort eine ausserordentliche Vielgestaltigkeit. In einigen Kernen wurden 15—20 Chromatinkörner gefunden, in anderen 30, 40 oder mehr, sogar bis ungefähr 100, und vielleicht sind bei genauer Beobachtung noch viel höhere Zahlen zu erreichen. Fast nie konnten in zwei Kernen dieselben Zahlen festgesteltt werden. Je höher die Zahl der Körner ist, um so kleiner sind diese auch. Weil diese Tatsache natürlich die Möglichkeit offen stellt, dass die Inkonstanz der Zahlen eine Folge des Zerfalls der Chromosomen sein könnte, wurde die Aufmerksamkeit auf Kerne mit möglichst grossen und möglichst wenigen Chromatinkörnern gelenkt. Dabei ergab sich, dass nie weniger als 12 Chromatinteile auftreten, welche allerdings nicht schleifenförmig sind, von denen jedoch bald deutlich wurde, dass sie die wesentlichen Chromosomen darstellen. Die 12 Chromosomen sind viel grösser als die Chromatinteile in Kernen mit höheren Zahlen, sie sind meistens paarweise angeordnet. Auch zeigen sie in diesem Stadium dasselbe Bild, das bei *E. cochleoides* oft in nicht zu späten Prophasen zu sehen ist, wenn die Chromosomen sich eben differenziert haben. Dass 12 die wirkliche Chromosomenzahl ist, ging jedoch erst ganz klar aus

vegetativen Spindelstadien und aus der Untersuchung der Embryosack- und Pollenentwicklung hervor.

Wahrscheinlich findet in den teilenden Kernen von *E. violaceo-petiolata* Folgendes statt: während des Anfangs der Prophase differenzieren sich aus dem Chromatinknäuel die 12 Chromosomen. Diese werden erst sichtbar, wenn der Nucleolus seine dunkle Färbung verloren hat, was verhältnismässig spät geschieht. In diesem Stadium sind die Kerne ungefähr 6 μ im Durchmesser, während sie im Ruhestadium nur etwa 3,8 μ gross sind. Von diesem Moment an vergrössert sich die Zahl der Chromatinkörner. Je grösser der Kern ist, je näher er also dem Teilungsmoment kommt, um so grösser ist auch die Körnerzahl. Weil es mir zuerst rationeller zu sein schien, dass die Körner erst in grösserer Zahl auftreten, um dann zu verschmelzen, damit bei der Teilung die Zahl 12 erreicht ist, studierte ich die verschiedenen Prophasestadien genau, wobei sich ergab, dass die Chromosomen, während der Kern grösser wird, allmählich in viele Teile zerfallen. Wenn die Kerne grösser als 9—10 μ waren, wurden immer mehr als 50 sehr kleine Chromatin-Teilchen gezählt. Die Teilchen sind wohl mal in Reihen oder Paaren angeordnet, oft liegen sie jedoch auch regellos durcheinander. Wenn erst wenige Teilchen gefunden werden, z.B. 15—26, so sind unter diesen einige grössere zu entdecken, welche noch ganze Chromosomen darstellen, während andere Teilchen noch neben einander liegen und wahrscheinlich durch Zerfall eines Chromosoms entstanden sind. In Fig. 4 ist eine frühe Prophase mit 12 Chromosomen dargestellt, während Fig. 5 und Fig. 6 die Folgen des Zerfalls zeigen.

Kurze Zeit vor der Metaphase werden die Teilchen noch in sehr hohen Zahlen gefunden. Zwischen diesem Stadium und dem Stadium der Kernplatte, welche leider nur in Seitenansicht gefunden wurde, so dass hier die Zahl der Chromosomen nicht festzustellen war, findet wahrschein-

lich eine Wiederherstellung der Chromosomen statt, welcher unmittelbar die Spaltung folgt. Die Wiederherstellung geschieht sehr plötzlich. Spindelstadien, in denen die Chromosomen in der Kernplatte angesammelt sind, und mit schon auseinander weichenden Chromosomen wurden oft gesehen. In letzterem Stadium waren die Chromosomen zu zählen und auch hier wurde die Zahl 12 festgestellt (Fig. 7). Ana- und Telophasen zeigten oft wieder sehr viele Körner. In diesen Stadien sind die Kerne jedoch so klein, dass eine Zählung unmöglich ist. Wohl wurde die Tatsache beobachtet, dass in Telophasen kurz vor der Rückkehr in das Ruhestadium die Körnerzahl kleiner wird, vielleicht sogar wieder auf 12 zurückkommt. Vollkommene Sicherheit war hierüber nicht zu erlangen, die Körner sind nicht nur äusserst klein, sondern auch sehr verschwommen begrenzt. Wahrscheinlich findet nach der Teilung wieder dasselbe statt, was auch in der Prophase geschieht, jetzt nur in umgekehrter Reihenfolge, gleich nach der Teilung Zerfall in viele Teilchen und dann allmähliche Wiederherstellung der ursprünglichen Chromosomen.

Chromosomenzahlen, welche höher als die normale Zahl sind, sind oft gefunden worden und meistens Quersegmentierungen einer oder mehrerer Chromosomen zugeschrieben. Lundegårdh (1912) fand bei *Vicia Faba* 13, 14 oder 15 Chromosomen statt 12, der normalen Zahl. Hance (1918) bemerkte bekanntlich 15 bis 21 Chromosomen bei *Oenothera scintillans*. Es sind aber auch Fälle bekannt, in denen die Zahlen durch Quersegmentierung sehr viel höher sind, jedoch nur unter bestimmten Bedingungen oder in bestimmten Kernen. So fand Friesendahl (1912) bei *Myricaria germanica* statt 12 oft 24 und mehr, bis zu 70 Chromatinkörnern, jedoch nur im unteren Kern des zweikernigen Embryosackes. Im gleichen Kern sieht Palm (1915) etwas Ähnliches bei *Piper peltatum*. Bisher waren keine Fälle bekannt, wo Zerfall in allen Kernen, auch in Meristemen

und auch bei der Geschlechtszellenbildung auftritt. Und dies ist gerade bei *E. violaceo-petiolata* der Fall. In den Kapiteln V und VI wird beschrieben werden, wie der Zerfall auch in Embryosackmutterzellen und Pollenmutterzellen deutlich hervortritt, sogar noch deutlicher wie in vegetativen Zellen.

Die Erscheinung des Zerfalls kann sicher keine Folge von äusseren Bedingungen sein, denn sie tritt bei allen Individuen von *E. violaceo-petiolata* auf, ob sie nun im Februar oder im Juni, im Wärmhaus oder im Freien, bei höherer oder niedrigerer Temperatur gezüchtet sind.

E. cochleoides und *E. violaceo-petiolata*, welche Kleinarten am selben Ort gefunden sind, besitzen beide vegetativ 12 Chromosomen. Die vier nahe verwandten Kleinarten, welche in Baarn gefunden wurden, besitzen alle 24 Chromosomen. Die an einem Ort zusammen gefundenen elementaren Arten zeigen also keinen Unterschied in der Chromosomenzahl. Weil aber erst diese beiden Einzeltatsachen vorliegen, dürfen hieraus noch keine Schlüsse über das Vorkommen und die Entstehung von Kleinarten mit gleicher Chromosomenzahl gezogen werden, es wird jedoch von grosser Wichtigkeit sein, wenn diese Konstanz bei mehreren lokalen *Erophila*-Gruppen vorkommt. Wo und wie *E. confertifolia* mit ihren 24 Chromosomen entstanden ist, steht noch nicht fest. Eine Entstehung aus einer der beiden anderen Kleinarten ist jedoch ausgeschlossen. Dazu sind die spezifischen Chromosomen-Unterschiede zu gross.

Draba hirta, wovon leider nur Präparate von vegetativen Geweben vorliegen, hat auch 24 Chromosomen. Die Kerne dieser Art sind bedeutend grösser wie diejenigen der *Erophila*-Kleinarten, nämlich 7—10 μ im Durchmesser. Ihre Nucleolen sind jedoch ziemlich klein, wenigstens nicht grösser wie bei *Erophila verna*.

Innerhalb der Familie der Cruciferen war die Chromo-

somenzahl 12 noch nie, 24 einmal gefunden worden, nämlich bei *Lunaria biennis* (Laibach 1907). Die diploiden Zahlen 32 und 16 kommen häufiger vor, nämlich 32 bei *Capsella bursa pastoris* (Rosenberg 1904, Laibach 1907) und bei *Brassica Napus* (Laibach 1907), und 16 bei *Iberis pennata, Sisymbrium strictissimum* und drei *Alyssum*-Arten (alle Laibach 1907).

---

§ 3. Die Prochromosomenfrage.

Das Wort Prochromosom stammt von Overton (1905) und wird jetzt leider allgemein für die Chromatinansammlungen, welche im Ruhekern gefunden werden, benützt. Richtig ist die Anwendung dieses Wortes nur für diejenigen Körner, von denen mit genügender Sicherheit angenommen werden darf, dass sie die Chromosomen im Ruhestadium representieren. Nach den Untersuchungen von Rosenberg (1904) und Laibach (1907), welche zeigten, dass in verschiedenen Cruciferen die Zahl der Chromatinkörner mit derjenigen der Chromosomen übereinstimmte, wurde einige Zeit geglaubt, dass diese Erscheinung sehr allgemein sei. Das Wort Prochromosom wäre dann sehr berechtigt. Es sei jedoch später nachgewiesen worden, dass vielfach die Zahl der Chromatinkörner wechselt und dass in vielen Kernen überhaupt keine Ansammlungen zu finden sind. Ein neutrales Wort wie „Chromozentren" ist also viel besser, wird jedoch erst von wenigen Forschern benutzt.

Rosenberg (1904) wies zuerst darauf hin, dass bei *Capsella bursa pastoris* die Zahl der Chromatinkörner konstant und der Chromosomenzahl gleich ist. Hieraus schliesst er, dass die Chromosomen im Ruhestadium nicht ganz aufgelöst werden, sondern ihre Selbstständigkeit beibehalten und immer vorhandene Teile des Kerns, sei es in oft modifizierter Form, bilden. Er führt sie also zur Stützung der Hypothese der Chromosomenindividualität an.

Aehnliche Beobachtungen sind später noch von ihm selbst (Rosenberg 1909[b]) und von vielen anderen Forschern, wie z. B. von Miyake (1905) und von J. B. Overton (1905, 1909) gemacht worden. Speziell die Cruciferen haben schöne Beispiele für die erwähnte Zahlengleichheit geliefert. Laibach (1907) fand sie bei *Iberis pennata, Lunaria biennis, Alyssum argenteum, Brassica Napus, Stenophragma Thalianum* und einigen anderen Cruciferen. Dass es jedoch auch Kerne gibt, bei denen nur ein typisches Kerngerüst und nie deutliche Chromatin-Ansammlungen gefunden werden, zeigt auch er schon an drei anderen Cruciferen, nämlich *Hesperis matronalis, Bunias orientalis* und *Mathiola tricuspidata*. Gar keine Chromatinansammlungen fand Rosenberg (1904) bei *Fritillaria;* inkonstante Zahlen wurden von Tischler bei *Bryonia* (1906), bei *Musa* (1910) und bei *Cassia fistula* (1922) und noch von vielen anderen Forschern gefunden. Eine Aufzählung aller bekannter Fälle vom Fehlen einer absoluten Konstanz gibt Tischler (1922 p. 66—67). Aus dem Auftreten einer bestimmten Zahl Chromatinkörner im Ruhekern dürfen also noch keine Schlüsse betreffs der Chromosomenzahl und der Möglichkeit einer dauernden Chromosomenselbstständigkeit gezogen werden.

Auch bei *Erophila* konnte ich keine absolute Konstanz feststellen. In den Kernen von *E. cochleoides* wurden oft überhaupt keine Chromatinkörner gefunden. War die Färbung aber sehr dunkel, so traten sie in einigen Zellen hervor, aber nur in bestimmten Geweben. Am schönsten sind sie bei allen *Erophila*-Kleinarten in den grossen Kernen der Narbenpapillen zu sehen. Auch die Epidermiszellen der Fruchtknoten und Antheren besitzen bei *E. cochleoides* meistens grosse Kerne mit deutlichen Chromatinkörnern. Bei der Zählung stellte sich heraus, dass die Zahlen ziemlich verschieden sind. Die Zahl der Chromosomen, 12, kommt auch hier oft vor, aber auch niedrigere Zahlen. Zwischen 3 und 12 wurden alle Zahlen gefunden. Wenn

12 Körner sichtbar sind, so haben sie meistens die gleiche Grösse und sind rund, während in Kernen mit niedrigeren Zahlen einige Körner meistens grösser sind und unregelmässige Formen haben. In Fig. 8 ist eine Epidermiszelle des Fruchtknotens mit 12 Chromatinkörnern, welche deutlich paarweise liegen, abgebildet, eine Erscheinung, welche oft, aber nicht immer, festzustellen ist. Die Zahl der Chromosomen stimmt also nicht immer mit der Zahl der Chromatin-Ansammlungen überein, aber die letztere Zahl ist nie grösser als die erstere. Unmöglich ist es darum nicht, dass die 12 Chromatinkörner die Chromosomen representieren. Wenn weniger als 12 Körner zu sehen sind, so sind vielleicht einige Körner miteinander verschmolzen.

E. confertifolia gibt dasselbe Bild. Sie hat 24 Chromosomen und in ihren Kernen, speziell wieder in denjenigen der Epidermiszellen und der Narbenpapillen, sind Chromozentren in Zahlen von 3—24 zu sehen. Auch hier sind die Kerne mit 24 kleinen Körnern am zahlreichsten vertreten. Paarweise Lagerung tritt hier wohl einmal auf, ist jedoch in vielen Kernen garnicht zu beobachten. Viele der Epidermiszellen zeigen bei dieser Kleinart überhaupt keine Chromatin-Ansammlungen, welche auch in tiefer gelegenen Zellen nie gefunden werden.

E. violaceo-petiolata weicht sehr von den beiden vorigen Kleinarten ab. Wenn drei Präparate, von allen drei Kleinarten eins, in genau derselben Weise gefärbt und behandelt worden sind, so ist schon ohne Mikroskop zu sehen, dass das Präparat von *E. violaceo-petiolata* sehr viel dunkler ist wie die beiden anderen. Dies ist eine Folge davon, dass sich in dem Ruhekern bei dieser Kleinart viel mehr chromatische Substanz befindet als bei den anderen Kleinarten. Bei *E. violaceo-petiolata* kommen Chromozentren in allen Ruhekernen, also nicht nur in besonderen Geweben, vor. Wenn die Kerne klein sind, so scheinen sie gänzlich durch das Haematoxylin gefärbt zu sein. Dies findet seinen

Grund natürlich in erster Linie in den grossen Dimensionen des Nucleolus, aber ferner auch darin, dass sehr viele kleine Chromatin-Ansammlungen einen grossen Teil des Kernes füllen. Die Körner sind meistens sehr klein und schwierig zu zählen. Bei dieser Kleinart sind die Kerne der Narbenpapillen ausserordentlich gross: sie können einen Durchmesser von 20—30 μ haben. In diesen Kernen sind

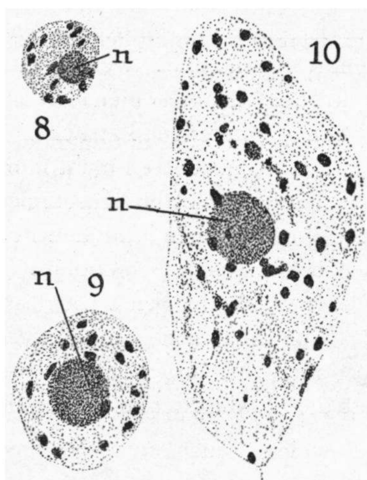


Fig. 8—10. 8 Kern mit Prochromosomen einer Fruchtknoten-Epidermiszelle von *E. cochleoides*. 9 Idem einer Parenchymzelle von *E. violaceo-petiolata*. 10 Idem einer Narbenpapille von *E. violaceo-petiolata*. n = Nucleolus. Vergr. 8, 9 : 2200 ×; id. 10 : 1100 ×.

die Chromozentren sehr deutlich, es treten dort jedoch dieselben Zahlen auf wie in den anderen Kernen. Es kommen alle Zahlen von 5 bis ungefähr 70 vor. Die Chromosomenzahl ist 12, aber diese Zahl wurde für die Körner auch nicht häufiger gefunden als andere Zahlen zwischen 10 und 30. In Fig. 9 ist der Kern einer Parenchymzelle mit 16 und in Fig. 10 der sehr grosse Kern einer

Narbenpapille mit 48 Chromozentren abgebildet. In dieser Kleinart ist die Inkonstanz also sehr gross.

In *E. cochleoides* und *E. confertifolia* wird die Zahl der Chromosomen nie durch die Zahl der Chromatinkörner überschritten, in *E. violaceo-petiolata* ist überhaupt keine Gesetzmässigkeit in den Zahlen zu entdecken. Vielleicht zerfallen die „Prochromosomen" hier ebenso leicht und aus demselben Grunde wie die Chromosomen der sich teilenden Kerne. Es ist jedenfalls sehr bemerkenswert, dass diese sonderbare Erscheinung im Ruhekern gerade nur bei derjenigen Kleinart vorkommt, welche auch einen sehr eigenartigen Zerfall der Chromosomen in Segmenten aufweist.

Die bei *Erophila* gefundenen Tatsachen bestätigen also, dass die Zahl der Chromozentren nicht immer konstant ist. Bevor festgestellt worden ist, ob ein Zusammenhang zwischen dem Zerfall der Chromosomen und den hohen Zahlen der Chromatinkörner bei *E. violaceo-petiolata* besteht, können aus dem Gefundenen noch keine Schlüsse betreffs der Individualität der Chromosomen gezogen werden. Ein solcher Zusammenhang darf nur angenommen werden, wenn es bewiesen ist, dass die Maxima der beiden Zahlen dieselbe sind.

KAPITEL V.

Die Embryosackmutterzelle und der weibliche Gametophyt.

§ 1. Die Entwicklung der jungen Samenanlagen und die Bildung der Tetrade-Zellen.

Erophila verna besitzt in beiden Fächern des Fruchtknotens zwei Reihen Samenanlagen. In jedem Fach befinden sich 23—30. Fruchtknoten mit mehr als zwei Fächern wurden bei *E. cochleoides* gefunden, bei welcher Kleinart meistens mehr als 20 % der Fruchtknoten aus drei Fruchtblättern aufgebaut ist. Bei anderen Kleinarten wurde dieses nicht beobachtet.

Die jungen Samenanlagen sehen sehr einfach aus. Wenn eine subepidermal gelegene Zelle anfängt sich zu vergrössern und deutlich wird, dass diese Zelle die Archesporzelle ist, dann sind die Anlagen der Integumente noch fast unsichtbar und die Samenknospe besteht nur aus einem Nucellus, welcher ziemlich lang, jedoch nur 4 oder 5 Zellreihen breit ist. Die Integumente fangen erst an, sich deutlich zu differenzieren, wenn die Embryosackmutterzelle ihre ersten Teilungsstadien durchläuft. Dann bilden sie kleine, in Grösse nicht erheblich sich von einander unterscheidende Zellkomplexe, wie sie Fig. 14 zeigt. Langsam fängt das innere Integument jetzt an zu wachsen, nach einiger Zeit von dem äusseren gefolgt. Beide Integumente sind meist

zwei Zellen dick. Das Wachstum des äusseren Integumentes wird almählich schneller und wenn der obere Rand des Nucellus erreicht ist, überragt das äussere Integument oft schon das innere. Inzwischen ist im Nucellus schon die Tetrade gebildet und während der Zeit, dass eine der Tetradezellen anfängt als primäre Embryosackzelle zu fungieren, schliessen die beiden Integumente sich gleichzeitig um den Nucellus herum. Sie bilden dann ein festes Gewebe von wenigstens 5 oder 6 Zellreihen über der Embryosackanlage. Eine Mikropyle wird dabei nie freigelassen.

In jedem Nucellus befindet sich immer nur eine Archesporzelle, welche subepidermal liegt und sich schon früh durch ihre fast isodiametrische Form auszeichnet (Fig. 11). Ihr Plasma färbt sich mit Haematoxylin etwas dunkler als in den anderen Nucelluszellen und ihr Nucleolus ist grösser als bei diesen letzteren. Eine vegetative Teilung, bei welcher eine Tapetumzelle gebildet wird, findet nie bei *Erophila* statt. Die Archesporzelle ist gleichzeitig Embryosackmutterzelle. Diese vergrössert sich allmählich und bald fängt ihre Teilung an.

Wie findet nun bei apogamen Pflanzen im allgemeinen die Entwicklung von Embryosackmutterzelle zum jungen Embryo statt? Eine allgemeine Regel gibt es hierfür nicht. Alle mögliche verschiedenen Fälle kommen vor. Bei einigen apogamen Pflanzen geht die Bildung von Tetrade und Embryosack fast genau so vor sich wie bei normal sexuellen, nur wird die Chromosomenzahl nicht reduziert. Bei anderen ist der Entwicklungsgang von Embryosackmutterzelle bis zur Eizelle bedeutend abgekürzt. Die Pflanzen, bei denen diese Verkürzung vorkommt, sind also weiter vom sexuellen Stadium entfernt als die zuerst genannten. Abgesehen von der Frage, ob die Kernteilung der Embryosackmutterzelle, welche bei apogamen Pflanzen diploide Tochterkerne bildet, schon gänzlich den vegetativen Typus angenommen hat oder "halbheterotypisch" ist, — so nennt

Rosenberg (1917) die heterotypische Teilung, welche typisch endet, weil die Affinität der elterlichen Chromosomen zueinander nicht genügt, um Gemini zu bilden — können die Fälle von Bildung verschiedenartiger Zellen nach dieser Teilung in einige Gruppen zusammengefasst werden. Holmgren (1919) klassifiziert z. B. in solcher Weise die apogamen Pflanzen.

Diejenige Pflanzen, welche den sexuellen in dieser Hinsicht am nächsten stehen, besitzen noch eine vollkommene Tetrade. Zu dieser Gruppe gehören die Eualchimillen (Murbeck 1901, Strasburger 1904), *Thalictrum purpurascens* (Overton 1902, 1904), *Marsilia Drummondii* (Strasburger 1907) und *Houttuynia cordata* (Shibata und Miyake 1908). Die Tetradebildung geht nicht in allen diesen Fällen in der gleichen Weise vor sich. Oft findet die zweite Teilung nicht gleich nach der ersten statt; die Dyade wird erst spät zu einer Zelltetrade. Eine echte Kerntetrade wird nie gebildet, abgesehen von *Burmannia coelestis* (Ernst und Bernard 1912), wo diese Kerntetrade jedoch gleichzeitig schon das Vierkernstadium des Embryosackes representiert. Zu dieser Gruppe mit Zelltetrade-Bildung gehören auch die untersuchten *Erophila*-Kleinarten.

Eine zweite Gruppe wird von denjenigen apogamen Pflanzen gebildet, bei welchen nur eine Dyade entsteht. Auch hier ist natürlich die Reduktion der Chromosomenzahl ausgeschaltet und die Entwicklung zum Embryosack findet aus einer der diploiden Dyadezellen statt. Zu dieser Gruppe gehören *Taraxacum "officinale"* (Juel 1904, 1905), *Taraxacum albidum* (Osawa 1913), *Chondrilla juncea* (Rosenberg 1912) und *Wikstroemia indica* (Winkler 1906, Strasburger 1909).

Gänzlich verschwunden ist die Tetradebildung bei *Antennaria alpina* (Juel 1900), *Elatostema sessile* (Strasburger 1910[b]), *Atamosco texana* (Pace 1913), bei den apogamen Archieracien (Rosenberg 1917 u. a.), *Eupatorium*

glandulosum und *Erigeron "annuus"* (Holmgren 1919). Auch tritt sie gewöhnlich nicht mehr auf bei *Elatostema acuminatum* (Strasburger 1910), *Balanophora elongata* und *Balanophora globosa* (Treub 1898, Lotsy 1899, Ernst 1913), während *Burmannia coelestis* eigentlich auch hierzu gerechnet werden kann, weil bei ihr nie Zellwände zwischen den Tetradekernen auftreten (Cf. Holmgren 1919, p. 91—92).

Die Distanz zwischen den apogamen Pflanzen mit noch vollkommen ausgebildeten Tetraden und den normal sexuellen Pflanzen ist sehr klein. Das Ausbleiben der Chromosomenreduktion ist hier der einzige, wenn auch sehr wichtige, Unterschied. In einigen solchen Fällen kommt es vor, dass in der Pollenmutterzelle die Reduktion noch normal vonstatten geht. Hierbei ist die Entfernung zwischen der apogamen und der sexuellen Entwicklung noch kleiner und es darf angenommen werden, dass die Apogamie erst von geringem Alter ist. Diese Möglichkeit ist bei *Thalictrum purpurascens* vorhanden, bei welcher Pflanze Overton (1904) überdies noch entdeckte, dass die Embryosäcke sowohl mit reduzierter als auch mit unreduzierter Chromosomenzahl ausgebildet werden.

Zwei verschiedene Arten Embryosäcke wurden bei *Erophila* innerhalb einer Kleinart nicht gefunden, aber sonst ist die Aehnlichkeit zwischen *Thalictrum purpurascens* und den *Erophila*-Kleinarten gross. Auch die Eigentümlichkeiten, welche in der Embryosackmutterzelle auftreten, beweisen, dass die apogame Entwicklung unseres Objektes nicht weit von dem normalen Schema entfernt ist. Weil Bastardierung bei anderen Kleinarten von *Erophila* möglich ist (Rosen 1911), gibt es auch hier sexuelle Entwicklungsmöglichkeiten, eine Tatsache, welche die Auffassung, dass die Apogamie hier noch sehr jung ist, noch mehr stützt.

Die drei näher untersuchten Kleinarten weisen alle drei denselben Typus von Tetradebildung auf, welcher ferner auch

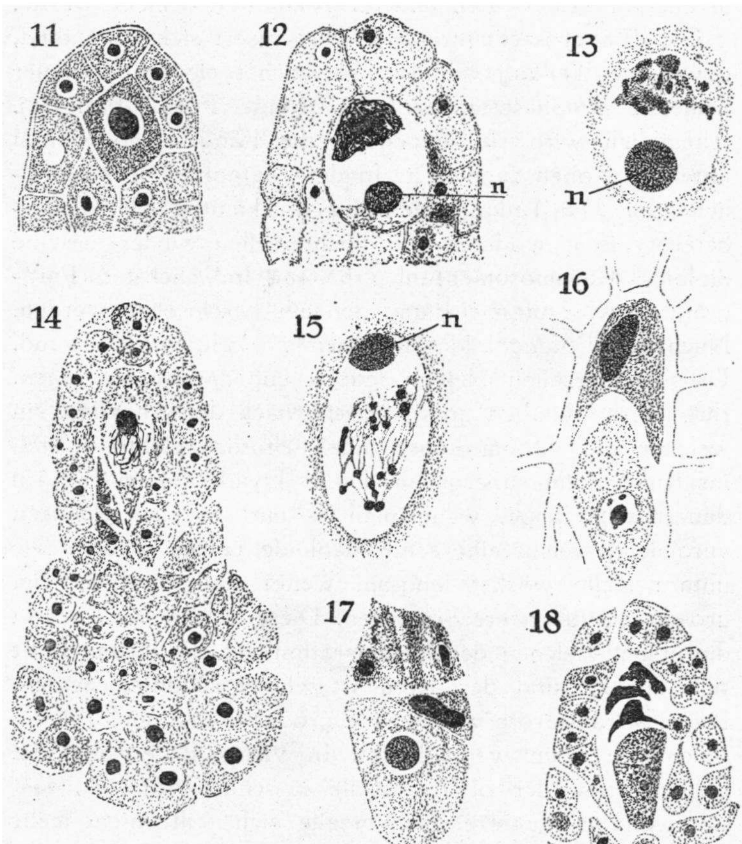


Fig. 11—18. Die Embryosackmutterzelle und ihre Tetrade-Teilung bei *E. cochleoides* und *E. confertifolia*. **11** Nucellus mit Archesporzelle. **12** Embryosackmutterzelle mit Synapsis-Knäuel. **13** Idem mit lockerem Knäuel. **14** Nucellus mit den Anlagen der beiden Integumente. Embryosackmutterzelle im Spiremstadium. **15** Späteres Spiremstadium. **16** Zell-Dyade nach der ersten Teilung der Embryosackmutterzelle. **17** Abnormale Tetrade-Bildung. Die obere Tochterzelle in Querteilung. **18** Zell-Tetrade; die unterste Tetrade-zelle ist die primäre Embryosackzelle. n = Nucleolus. Vergr. **11**, **14**, **18** : 550 ×; id. **12**, **13**, **15**, **16**, **17** : 1100 ×.

in einigen Praeparaten anderer Kleinarten bemerkt wurde.

Die Embryosackmutterzelle vergrössert sich bedeutend, bevor die Teilung anfängt. Meist hat sie während der früheren Prophasestadien eine eirunde Form (Fig. 12). Allmählich wird sie jedoch in die Länge gezogen und unten und oben zugespitzt. In der Metaphase ist sie länglich oval. Die Teilung der Embryosackmutterzelle ist halbheterotypisch, wodurch die Tochterzellen wieder dieselbe diploide Chromosomenzahl erhalten. Im nächsten Paragraphen wird diese Teilung genauer beschrieben werden. Nach der Teilung bildet sich ziemlich bald eine Zellwand. Die Tochterzellen bleiben jedoch eng aneinander liegen. Ihre Kerne bleiben gross, bis sie, nach der Anaphase, in welcher die Chromosomen noch deutlich sichtbar sind, ins Ruhestadium übergehen. Dieses Dyadestadium (Fig. 16) dauert sehr lange, wenn man es mit sexuellen Pflanzen vergleicht, welche eine echte, haploide Tetrade bilden. Die untere Zelle wächst langsam weiter und ist bald viel grösser als die obere geworden. Diese letztere weist schon die ersten Zeichen der Degeneration auf, das Plasma färbt sich dunkler und der Kern ist schwer zu unterscheiden. Dabei wird sie oft von der viel grösseren unteren Tochterzelle nach oben weggedrückt. In vielen Fällen geht die Degeneration der oberen Zelle so schnell vor sich, dass sie, wenn die untere Tochterzelle sich teilt, nicht mehr die Fähigkeit besitzt, auch eine solche zweite Teilung auszuführen. Sie stirbt ab, färbt sich pechschwarz mit Haematoxylin und wird von den anderen Zellen zerdrückt, wodurch sie eine Haube über den Teilungsprodukten der unteren Tochterzelle bildet. In diesem Fall tritt eine Zell-Triade auf, welche fast immer von der grösseren Embryosackzelle mit zwei solchen dunklen Hauben gebildet wird, denn die obere der beiden unteren Kleintochterzellen stirbt gleichfalls früh ab.

Die Degeneration der oberen Tochterkerne tritt jedoch

vielfach später ein, während oder nach der Teilung. Im ersteren Fall ist die obere der beiden Hauben breit und eine Andeutung der Zweiteilung ist genau zu sehen. Im letzteren Fall bilden die beiden Zellen, welche gleich nach der Teilung absterben, eine doppelte Haube. Die Teilung der oberen Tochterzelle kann in zwei Richtungen vor sich gehen. Am allgemeinsten ist die Zweiteilung in der Längsrichtung des Nucellus, wodurch dann natürlich die typische Tetradeform (Fig. 18) der Zellen und Zellreste entsteht. Nicht selten kommt jedoch eine Querteilung der oberen Tochterzelle vor (Fig. 17).. Wenn diese beiden Kleintochterzellen zerdrükt werden, so bilden sie nicht zwei Hauben übereinander, sondern zusammen nur eine, welche aus zwei Stücken besteht.

Die untere Tochterzelle teilt sich immer in der Längsrichtung. Höchstens kommt die kleinere der beiden hierdurch entstandenen Kleintochterzellen etwas seitwärts zu liegen (Fig. 17). Die untere dieser beiden Zellen wird primäre Embryosackzelle. Sie ist sehr gross, plasmareich und besitzt einen Kern, der viel grösser ist als derjenige der Embryosackmutterzelle, ein immerhin auch schon bedeutend grosser Kern. Nur einmal wurde gefunden, dass die zweitunterste Kleintochterzelle den Embryosack bildete. Dies ist jedoch eine grosse Ausnahme.

In den meisten Fällen wird also eine Tetrade gefunden, welche aus der primären Embryosackzelle und drei haubenförmigen Zellresten besteht. Wie auch die obere Tochterzelle sich teilt, immer entsteht die primäre Embryosackzelle nach zwei Teilungen der Megasporenmutterzelle. Der Embryosack ist also ein „monosporer" Embryosack.

Der Unterschied zwischen der Tetradebildung von *Erophila* und vielen sexuellen Pflanzen ist, dass bei *Erophila* die zwei Teilungen zeitlich viel weiter auseinander liegen. Nach der ersten Teilung verharren die Tochterzellen längere Zeit im Ruhestadium. Eine Kerntetrade nach dem *Lilium-*

Typus wird garnicht gebildet. Es sind einfach successive Zellteilungen, welche eine Reihe Zellen zur Folge haben können. Diese Reihe ist keine echte Tetrade, morphologisch noch wohl, aber funktionell nicht mehr.

Die wichtigste Eigenart bei der Tetradebildung und wahrscheinlich die Ursache der Verzögerung bei den Teilungen ist das Ausbleiben der Reduktion in den Chromosomenzahlen. Hiervon soll jetzt die Rede sein.

---

§ 2. Die Kernteilung in der Embryosackmutterzelle.

Diese Kernteilung beginnt normal. Die Prophasestadien sind heterotypisch. Erst sehr kurz, bevor die diakinetische Bindung der Chromosomen stattfinden soll, tritt eine Änderung ein und die Teilung verläuft weiter typisch mitotisch. Bei dieser Kernteilung findet also keine Chromosomenreduktion statt. Aber die Veränderung geschieht in diesem Fall sehr spät, später als bei vielen anderen teilweise heterotypischen Embryosackmutterzell-Teilungen.

Bei *E. cochleoides* und *E. confertifolia* sind die Kernteilungen vollkommen gleich. Ein Synapsis-Stadium, das längere Zeit andauert, ist regelmässig vorhanden. Während dieses Stadiums findet eine starke Vergrösserung des Kernraumes statt. Der Nucleolus wird kleiner, obwohl er sich noch genau so stark färbt wie im Ruhestadium und legt sich an die Kernwand an. Währenddessen hat sich das Synapsisknäuel meistens schon an die gegenüberliegende Seite der Wand gelegt. Fäden sind noch nicht im Knäuel sichtbar. Das Ganze ist eine dunkle Masse. Praesynaptische Stadien mit lockereren Knäueln oder deutlichen Fäden wurden nie beobachtet. In jungen Fruchtknoten wurden fast immer Embryosackmutterzellen im Ruhestadium und

Synapsiskerne beisammen gefunden, aber nie trat ein deutliches Leptonema hervor.

Nach längerer Zeit beginnt das Knäuel peripher lockerer zu werden (Fig. 13). Deutliche Fäden sind jedoch vorläufig nicht zu sehen. Verschwommene Schleifen und Klümpchen treten aus dem Knäuel hervor und füllen einen Teil des Kernes. Schliesslich werden die Fäden dünner, das Knäuel löst sich ganz auf und ein Spirem von sehr feinen Fäden entsteht. In diesem Stadium ist der Nucleolus immer noch vorhanden (Fig. 14). Ein kontinuierliches Spirem ist nicht zu sehen. Ueberall und in allen Stadien treten „freie Enden" auf. Die dünneren Spiremfäden liegen meist noch einzeln, aber es wurden auch wohl einige doppelte gefunden.

Bei der Kontraktion der Spiremfäden tritt die paarweise Lage viel deutlicher hervor. Das ganze Spirem zieht sich zusammen, an einigen Stellen sammelt sich die chromatische Substanz und im Netzwerk treten dunkle Zentren auf. Die Kontraktionsstellen liegen in Paaren nebeneinander. Auch dieses Stadium (Fig. 15) dauert längere Zeit. Erst sehr allmählich findet das weitere Zusammenziehen statt. Die Kontraktionsstellen liegen einander paarweise wohl sehr nahe, sie berühren sich jedoch nie. Es bleiben immer echte Paare, deren zwei Teile in einer bestimmten, oft bedeutend grossen Entfernung auseinander liegen. Die Teilung der Embryosackmutterzelle ist also bis zu diesem Moment normal heterotypisch. Während bei anderen apogamen Pflanzen die heterotypische Teilungsphase mit dem Spiremstadium aufhört, geht diese bei *Erophila* noch wieder einen Schritt zurück. Es wird nämlich sogar eine „Schein-Diakinese" gebildet. Der Ausdruck „halbheterotypische Teilung", welchen Rosenberg (1917) als erster benutzte für Fälle, z.B. für einige Archieracien, bei welchen „die Chromosomen in der Prophase zwar kurz und dick sind und im übrigen ein diakinetisches Aussehen haben, aber nicht zu Paaren sich vereinigen" (l. c. p. 202), kann auch hier benutzt werden.

R o s e n b e r g nennt Paare hier Gemini. Bei *Erophila* tritt eine „Schein-Diakinese" mit Paaren auf, welche keine Gemini sind, weil die Chromosomen ziemlich weit voneinander entfernt liegen bleiben und nie miteinander in Berührung treten, während sie sich einzeln durch einfache Spaltung teilen. Weil R o s e n b e r g sagt: „Es besteht also gewissermassen eine schwächere Affinität, die zu einer Gemini-Bildung nicht ausreicht" (l. c. p. 202), ist *Erophila* gerade nach dieser Definition ein sehr schönes Beispiel für die „halbheterotypische Teilung", obwohl die heterotypische Phase bei *Erophila* länger dauert als z. B. bei *Hieracium boreale* oder *Erigeron annuus*.

Wenn die letzten dünnen Fäden verschwunden sind, bleiben nur Chromosom-Paare übrig, wie in den spätesten Prophasestadien bei einer normalen Reduktionsteilung. Während sich hier die Chromosomen eines Paares jedoch allmählich nähern, um echte Gemini zu bilden, wird bei *Erophila* der Abstand, welcher schon in den späten Spiremen zwischen den Chromatinklümpchen besteht, nicht mehr kleiner. Es treten Schein-Gemini auf, so wie sie in den Fig. 19 und 20 abgebildet sind. Die Chromosomen sind ziemlich kurz und länglich oval. Die Schein-Gemini sind oft verschieden voneinander, aber die beiden Chromosomen eines Paares sind immer ungefähr gleich. Sogar in diesem Stadium ist der Nucleolus meistens noch zu sehen, er färbt sich jedoch nicht mehr sehr stark.

Jetzt endet die heterotypische Phase und die Kernteilung der Embryosackmutterzelle geht in diesem sehr späten Stadium noch in eine typische Phase über. Die beiden Chromosomen eines Paares spalten sich normal, so wie sie dies auch bei einer somatischen Teilung tun. Die Kernteilungsspindel in Seitenansicht (Fig. 21) zeigt eine verschwommene Metaphase. Die Chromosomen liegen dicht zusammengedrängt und sind nicht von einander zu unterscheiden. Eine deutliche V-Form der Chromosomen,

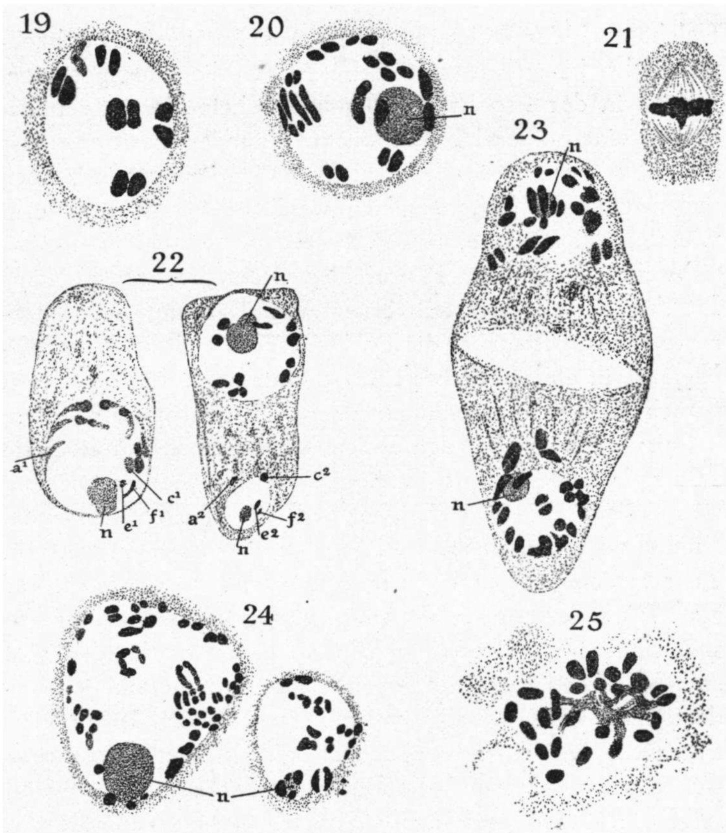


Fig. 19—25. 19 Schein-Diakinese der Embryosackmutterzelle von *E. cochleoides*. 20 Idem von *E. confertifolia*. 21 Kernteilungsspindel der Embryosackmutterzelle von *E. confertifolia*. 22 Anaphase der Embryosackmutterzelle-Teilung von *E. cochleoides* in zwei Schnitten. Der obere Kern zeigt deutlich 12 Chromosomen; in dem Unteren sind auch 12 Chromosomen vorhanden, aber nicht mehr so deutlich, a^1 und a^2 u. s. w. sind Teile vom gleichen Chromosom. 23 Idem von *E. confertifolia*. Hierbei hat sich schon eine Zellwand gebildet. In beiden Kernen sind 24 Chromosomen vorhanden. 24 Schein-Diakinese einer Embryosackmutterzelle von *E. violaceo-petiolata* in zwei Schnitten. 25 Kernplatte in Polansicht von *E. violaceo-petiolata* mit 24 Chromosomen. n = Nucleolus Vergr. 19, 20, 22, 23, 24: 1466 ×; id. 21; 733 ×; id. 25; 980 ×.

welche nach den Polen gezogen werden, wurde nie beobachtet. Sehr bemerkenswert ist es, daśs die Chromosomen, welche in der Prophase zusammen Schein-Gemini gebildet haben, eine so starke Affinität zu einander besitzen, dass sie sogar, wenn sie bei den Polen angelangt sind, noch neben einander liegen, gleich weit von einander entfernt wie vor der Teilung.

Während bei einer normalen Reduktionsteilung eine Interkinese mit einer teilweisen Alveolisierung der Chromosomen auftritt, gehen die Tochterkerne bei dieser *Erophila*-Kleinart in ein wirkliches Ruhestadium über. Dies geschieht jedoch nur sehr allmählich. Wenn die Chromosom-Paare in der Anaphase bei den Polen angelangt sind, bleiben sie erst noch einige Zeit so liegen. In diesem Stadium sind sie deutlich zu unterscheiden und zu zählen. In keinem Meta- oder Anaphase-Stadium ist überhaupt etwas von einer „zweiten Spaltung der einzelnen Chromosomen für eine folgende homoiotypische Teilung zu beobachten, so wie sie bei der Reduktionsteilung immer vorhanden sein soll. Während die Chromosom-Paare sehr allmählich undeutlicher werden und sich ein neues Fadenwerk bildet, treten die Nukleolen von neuem hervor, die Kernumrisse erscheinen wieder und die Bildung einer neuen Zellwand setzt ein. Anaphasestadien, in welchen die Chromosomen noch deutlich gezählt werden können, sind wohl die exaktesten Beweise für die Apogamie, wenigstens für die Ausschaltung der Reduktionsteilung, bei den untersuchten *Erophila's*. Fig. 22 stellt eine Anaphase der Embryosackmutterzelle von *E. cochloides* und Fig. 23 eine solche von *E. confertifolia* dar. Bei beiden sind in den Tochterkernen die diploiden Chromosomenzahlen zu zählen. Die starke Affinität tritt hier sehr deutlich hervor. Der untere Tochterkern in Fig. 22 geht schon ins Ruhestadium über, die Chromosomen sind nicht mehr so deutlich wie in dem oberen Tochterkern. Das Mikrotommesser hat den unteren Kern in zwei Teile

zerlegt, aber die zusammen gehörenden Chromosomteilchen sind noch gut zu erkennen. Die Kernruhe tritt nach dem Abschluss dieser halbheterotypischen Teilung ein und es wird eine Dyade gebildet, deren Zellen sich längere Zeit nicht auf's Neue teilen. Jetzt tritt schon häufig die vorher erwähnte Degeneration der oberen Tochterzelle ein, während die untere sich noch vollkommen in Ruhe befindet (Fig. 16). Schliesslich fängt eine neue Teilung in der unteren oder in beiden Tochterzellen an und die Tetrade wird gebildet.

Die zwei wichtigsten Abweichungen von der normalen Reduktionsteilung sind also diese:

1.) die heterotypische Teilung endet noch im letzten Moment, um Platz für die typische Teilung zu machen, wodurch die Tochterkerne die diploide Chromosomenzahl erhalten;

2.) die Tetradebildung ist verspätet, weil die Tochterkerne nicht im Interkinesestadium verharren und sich nachher gleich wieder teilen, sondern erst eine normale Zell- und Kernruhe durchmachen.

Bei *E. violaceo-petiolata* tritt die eigenartige Erscheinung des Zerfalls der Chromosomen nicht nur bei vegetativen Zellteilungen auf, sondern auch in Embryosackmutterzelle und Pollenmutterzelle.

Die Embryosackmutterzelle von *E. violaceo-petiolata* durchläuft dieselben Entwicklungsstadien der Prophase wie die gleichen Zellen bei den anderen Kleinarten. Aller Wahrscheinlichkeit nach findet auch hier eine halbheterotypische Teilung statt, wodurch diploide Tochterzellen entstehen. Mit absoluter Sicherheit war dies nicht festzustellen, weil hier, nach den normalen Synapsis- und Spiremstadien, das Chromatin sich nicht in genau solchen Chromosomen sammelt wie bei den anderen Kleinarten. Wenn dies wohl der Fall wäre, so könnte kurz vor und

kurz nach der Teilung die Chromosomenzahl festgestellt werden und dadurch mit absoluter Sicherheit die Frage der Reduktionsteilung beantwortet werden. Aber auch in der Embryosackmutterzelle tritt der Zerfall in zahllosen Chromosomteilchen auf. Aus dem Spirem sollten sich eigentlich 12 Chromosomen entwickeln, in 6 Paaren gelegen (nicht Gemini, wenigstens wenn auch hier die Reduktionsteilung ausgeschaltet ist). Es kommen wohl Paare zum Vorschein, jedoch keine Paare von deutlichen grossen Chromosomen, sondern von kleinen Chromatinteilchen. Die Teilchen sind den Chromatinpartikeln aus der Prophase von vegetativen Teilungen dieser Kleinart ähnlich, allein liegen sie jetzt viel deutlicher paarweise. *E. violaceo-petiolata* besitzt also nicht solche Schein-Gemini wie die anderen Kleinarten, sondern diese Schein-Gemini sind hier in zahllose Pärchen zerfallen. Fig. 24 zeigt eine solche Embryosackmutterzelle in zwei Schnitten, welche zusammen gehören. Es treten hier ungefähr 70 Teilchen auf. Auch andere Zahlen wurden vielfach beobachtet, 50, 60, 80 bis 100. In einigen solchen Schein-Diakinesen war noch zu sehen, dass die Paare hintereinander angeordnet waren, was darauf hindeutet, das hier die Teilchen durch Zerfall der Schein-Gemini entstanden sind.

Die Kernplatte, welche nur in Seitenansicht gesehen wurde, ist bei *E. violaceo-petiolata* so zusammen gedrängt, dass nicht zu sehen war, ob auch in der Metaphase wieder die normale Chromosomenzahl 12 hergestellt wurde. Die anaphasischen Stadien zeigen wieder viele Chromatinteilchen. Weil die Zahlen jedoch sehr wechselnd waren, konnte hier der exakte Beweis für das Ausbleiben der Reduktionsteilung nicht durch solche Stadien geliefert werden. Wenn z.B. in einem Anaphasestadium, in welchem überhaupt die Zählung sehr schwierig ist, 60 Körner zu zählen sind, so können diese genau so gut durch Zerfall von 6 als von 12 Chromosomen entstanden sein.

Trotzdem wurde schliesslich der exakte Beweis geliefert. Die Tatsache, dass die verspätete Tetradebildung bei *E. violaceo-petiolata* genau so vor sich geht wie bei *E. cochleoides* und *E. confertifolia* deutet schon darauf hin, dass auch die Chromosomenzahl bei ersterer Kleinart wahrscheinlich nicht reduziert wird. Hierüber erhielt ich durch einige schöne Endosperm-Teilungsstadien Sicherheit. Bei den *Erophila*-Kleinarten verschmelzen die beiden Polkerne immer mit einander zu einem grossen zentralen Embryosackkern. Wenn keine Reduktionsteilung stattgefunden hätte, müssten die Endospermkerne eine Chromosomenzahl besitzen, welche zweimal so gross wie die diploide Zahl sein müsste, in diesem Fall also 24. Der Beweis wurde nun durch eine sehr schöne Kernplatte in Polansicht, welche in Fig. 25 dargestellt ist, erbacht. Sehr deutlich sind die Enden von 24 Chromosomen zu zählen, wovon verschiedene schon nach den Polen gezogen werden.

Hierdurch wurde also festgestellt, dass die Chromosomenzahl-Reduktion in allen drei untersuchten Kleinarten unterbleibt. Weil die Embryosackentwicklung normal vor sich geht und die Eizelle ohne Befruchtung das Embryo bildet, ist es sicher, dass hier Apogamie, nach der Strasburger'schen Nomenclatur, auftritt.

Diese Apogamie ist wahrscheinlich eine sehr junge. Während bei anderen apogamen Pflanzen die Tetradebildung ganz unterbleibt oder nur Dyaden gebildet werden, ist hier die Zahl der Zellteilungen noch dieselbe wie bei normal geschlechtlichen Pflanzen. In dieser Hinsicht sind mit den apogamen *Europhila's* nur die Eualchimillen, *Thalictrum purpurascens* und *Houttuynia cordata* zu vergleichen. Bei diesen Pflanzen findet der Uebergang von der heterotypischen in die typische Teilungsphase jedoch eher statt. Vielleicht tritt bei *Houttuynia cordata* auch eine Schein-Diakinese auf. Fig. 10^b der vorläufigen Mitteilung von Shibata und Miyake (1908) über Parthenogenesis bei

dieser Pflanze hat nämlich grosse Aehnlichkeit mit einigen Schein-Diakinesen bei *Erophila cochleoides*. Aber *Houttuynia* hat auch abnorme Pollenbildung, welche bei den *Europhila*-Kleinarten noch normal vor sich geht. Die Apogamie bei diesen Kleinarten ist also von den Vorgängen bei sexuellen Pflanzen weniger abweichend wie die Apogamie in anderen Fällen. Sie wird wahrscheinlich sehr jung sein, was auch aus anderen Erscheinungen, welche im nächsten Kapitel besprochen werden, hervorgeht.

§ 3. Embryosack und Embryo.

Die Embryosackentwicklung ist bei allen drei untersuchten Kleinarten gleich. Die unterste der vier Tetradezellen wird primäre Embryosackzelle. Der Kern teilt sich ziemlich früh. Der Embryosack verharrt längere Zeit im Zwei-Kern-Stadium (Fig. 26). Im allgemeinen besitzt der Embryosack dann noch keine zentrale Vakuole. Erst kurz vor den Kernteilungen, wodurch sie vierkernig wird, bildet sich diese Vakuole. Dies sei hier speziell erwähnt, weil Rutgers (1923) meint, die Vakuolisierung in dem Embryosack sei immer schon im Zwei-Kern-Stadium vorhanden. Dies ist jedenfalls bei diesen drei *Erophila*-Kleinarten nicht der Fall. Es wurde sogar einmal ein Embryosack gefunden, in welchem schon 4 Kerne vorhanden waren und noch nichts von Vakuolisierung zu entdecken war.

Vom Vier-Kern-Stadium geht der Embryosack in das Acht-Kern-Stadium über. Ein solches Stadium mit typischer Anordnung der acht Kerne ist jedoch äusserst selten. Die Antipoden degenerieren nämlich gleich nach ihrer Bildung, vielleicht schon während dieser. Sie werden zerdrückt und sind in den meisten Embryosäcken ganz und gar nicht mehr zu sehen. In dem Embryosack, welcher in Fig. 27 abgebildet ist, sind noch deutlich drei Antipodenreste zu erkennen, in vielen Fällen ist aber auch dies nicht mehr der Fall.

Der Eiapparat sieht meistens sehr regelmässig aus. In dem jungen Embryosack sind Eizelle und Synergiden ungefähr gleich gross. Die Eizelle vergrössert sich allmählich und bekommt einige Vakuolen. Die beiden Synergiden

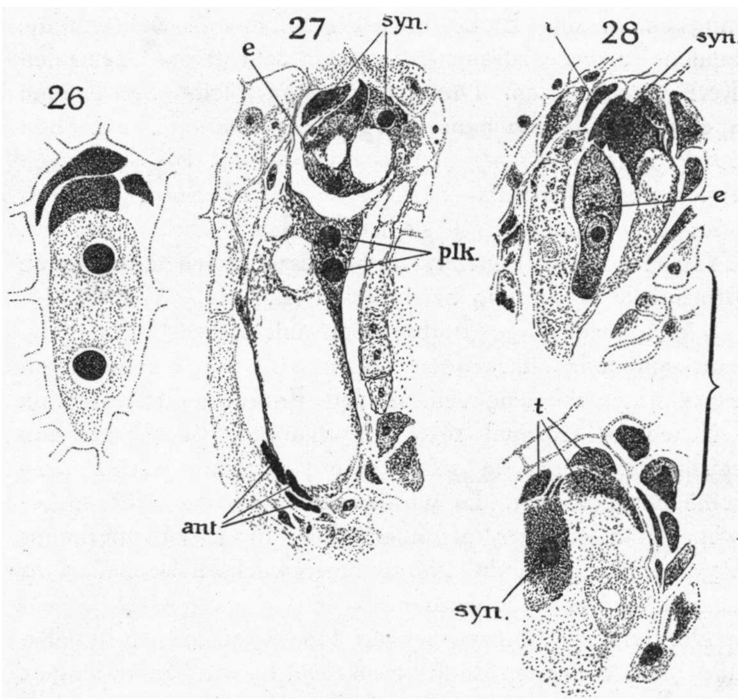


Fig. 26—28. *E. cochleoides.* 26 Embryosack im 2-Kern-Stadium. 27 Embryosack im 8-Kern-Stadium. 28 Eiapparat in zwei Schnitten. e = Eizelle; syn. = Synergiden; plk. = Polkerne; ant = Antipoden; t = Reste der zerdrückten Tetrade-Zellen. Vergr. 26 : 1100 ×; id. 27, 28 : 405 ×.

werden nach den Seiten weggedrückt. In Fig. 27 ist die Eizelle schon erwachsen und eine der Synergiden stirbt ab. In dieser Figur sind die haubenförmigen Tetradereste weggeschnitten; Fig. 28, ein späteres Stadium, zeigt sie

noch deutlich. Nicht nur diese Reste und die Synergiden bilden in Haematoxylin-Präparaten eine dunkle Umrahmung des Eiapparates, auch die Zellen der inneren Zellreihe des Nucellus sterben früh ab und schliessen den ganzen Embryosack in einen dunklen Rand ein. Die Eizelle wächst langsam in das Embryosack-Plasma hinein, während die beiden Polkerne zusammen zu einem sehr grossen, zentralen Kern verschmelzen. Diese Kernfusion bleibt bei einigen apogamen Pflanzen ganz aus, z. B. bei *Balanophora* (Ernst 1914), *Antennaria alpina* (Juel 1900) usw. Bei apogamen Arten von *Alchimilla, Taraxacum* und bei einigen anderen apogamen Pflanzen soll sie jedoch immer vorhanden sein. Tischler (1922) meint, dass dieser Erscheinung keine prinzipielle Bedeutung beizumessen ist.

Der ganze junge Embryosack mit seiner Umrahmung von sich dunkel färbenden Zellen wird von einem dichten Nucellusgewebe umgeben. In den Entwicklungsstadien, in welchen bei normal sexuellen Pflanzen die Befruchtung stattfindet, wurde in sehr vielen Präparaten nach Pollenschläuchen gesucht. Es wurde jedoch in dem Nucellusgewebe kein einziger gefunden. Die Frage, ob überhaupt Pollenschläuche in die Narbe hineinwachsen können, wird noch näher erörtert werden.

Der zentrale Embryosackkern fängt jetzt an, sich zu teilen und bildet die ersten Endospermkerne. Inzwischen verlängert sich die erst mehr rundliche Eizelle und wächst ohne Befruchtung zur primären Embryozelle aus (Fig. 28 e). Die Endospermbildung geht jetzt ziemlich rasch vor sich und wenn die erste Embryozelle sich teilt, sind schon ungefähr 10 freie Endospermkerne vorhanden. Von der Umrahmung mit dunklen toten Zellen ist jetzt nichts mehr übrig geblieben. Die ganze Samenanlage krümmt sich während der Endospermbildung und wird kampylotrop. Der Suspensor wird bei *Erophila* sehr lang, während die Keimbildung regelmässig vor sich geht. Im Grossen

und Ganzen weicht diese letztere nicht von der Keimbildung bei *Capsella bursa pastoris* ab, so wie diese von Hanstein (1870) und Westermaier (1876) eingehend studiert wurde.

Die vier anderen Kleinarten von *Erophila verna* mit 24 Chromosomen, deren Cytologie auch, sei es mehr oberflächlich studiert wurde, lieferten dieselben Resultate wie *E. confertifolia.* Weil nur wenige Präparate von diesen Kleinarten vorhanden waren, konnten nicht alle Stadien gefunden werden. Exakt bewiesen wurde die Ooapogamie bei diesen Kleinarten nicht, weil die Chromosomenzahl in den Gametophytkernen nicht festgestellt werden konnte. Die verspätete Tetradebildung und die, anscheinend ohne Befruchtung, stattfindende Entwicklung und Teilung der Eizelle wurden jedoch genau beobachtet, so dass auch hier bei diesen vier Kleinarten wohl mit genügender Sicherheit apogame Entwicklung angenommen werden darf.

Als wichtigstes Ergebnis ist also gefunden, dass bei den untersuchten Kleinarten von *Erophila verna* die, durch Ausschaltung der Reduktionsteilung, diploid bleibende Eizelle ohne vorhergehende Befruchtung den jungen Keim bildet.

KAPITEL VI.

Die Pollenmutterzelle und der Pollen.

Die Entwicklung der Pollenmutterzelle und ihre Teilung ist bei den apogamen Pflanzen sehr verschieden. Bei einigen ist die Reduktionsteilung vollkommen ausgeschaltet, z.B. bei *Houttuynia cordata* (Shibata und Miyaka 1908), bei anderen wird der Pollen ganz normal gebildet und ist anscheinend sogar funktionsfähig, z.B. bei *Thalictrum purpurascens* (Overton 1909), *Atamosco texana* (Pace 1913) u.a. Auch verschiedene Zwischentypen kommen vor.

Erophila verna, wenigstens die von mir untersuchten Kleinarten, gehören zu dem zuletzt genannten Typus; die Reduktionsteilung der Pollenmutterzelle verläuft gänzlich normal. Es entstehen junge Pollentetraden, deren Zellen die haploide Chromosomenzahl besitzen,

Die Entwicklung ist bei den verschiedenen Kleinarten prinzipiell gleich. Aber auch hier tritt wieder die Erscheinung des Zerfalls der Chromosomen bei *E. violaceo-petiolata* auf. Hier sollen erst kurz die wichtigsten Merkmale von allen Kleinarten und einige speziellen Stadien von *E. cochleoides* und *E. confertifolia* besprochen werden.

Die Pollenmutterzelle beginnt ihre Teilung mit den normalen Prophasestadien. Die Synapsis hält längere Zeit an. Es folgen die Spiremstadien. Die Kerne sind in der Pollenmutterzelle grösser als in den Embryosackmutterzellen, sie bieten den Spiremfäden mehr Platz, und dadurch ist das Netzwerk ziemlich locker. Im Gegensatz zu den Embryo-

sackmutterzellen kann man hier manchmal beobachten, das die Spiremschleifen doppelt sind (Fig. 29).

Die starke Affinität der Chromosonen tritt auch hier wieder bei der Gemini-Bildung hervor. Schon früh legen die Fäden sich neben einander, kontrahieren sich und es entstehen neue Paare, welche ungefähr genau so aussehen wie die Schein-Gemini in der Embryosackmutterzelle. Nur sind die Chromosomen hier in dem gleichen Stadium der Pollenmutterzelle noch nicht so kurz und rundlich. Häufig wurde beobachtet, dass zwei Chromosomen in Kreuzform liegen, so wie Fig. 30 einige zeigt. An den einzelnen Chromosomen wurde oft schon eine Andeutung von der Spaltung in der homoiotypischen Teilung sichtbar (Fig. 30 a).

Während in der Embryosackmutterzelle die heterotypische Phase in diesem Stadium endet, entwickelt sie sich in der Pollenmutterzelle zu einem wirklichen Diakinese-Stadium weiter. Die Chromosomen eines Paares legen sich an einander und die Gemini, so wie sie Fig. 31 zeigt, entstehen. Eine der Gemini in dieser Figur, nl.c, ist noch nicht vollkommen kontrahiert. Die heterotypische Teilung findet auch weiter nach dem normalen Schema statt. Die Dyadenkerne besitzen die haploide Chromosomenzahl. Hier sind sie noch nicht mit Sicherheit zu zählen, weil sie meistens sehr dicht zusammengedrängt liegen. Während und nach der homoiotypischen Teilung kann dies besser geschehen, und es wurden dann auch 6 Chromosomen bei *E. cochleoides* (Fig. 32) und 12 bei *E. confertifolia* gezählt. Chromosomen, welche in der Kernspindel zurückbleiben, wurden nie beobachtet. In den Pollenmutterzellen dieser Kleinarten findet die Reduktionsteilung also normal statt und es entstehen junge Tetraden, welche sich in nichts von denen bei Pflanzen, die sich sexuell fortpflanzen, unterscheiden.

E. violaceo-petiolata zeigt auch wieder den Chromosomenzerfall in den Pollenmutterzellen. Das Bild einer späten Prophase ist dasselbe wie das der Schein-Diakinese

in den Embryosackmutterzellen dieser Kleinart. Auch hier Zerfall in Chromatin-Partikel, welche paarweise liegen bleiben. Der Zerfall ist sogar noch stärker als in den Embryosackmutterzellen; es wurden 80 bis 130 Partikel gefunden. Fig. 33 stellt einen der drei Schnitte einer Pollen-

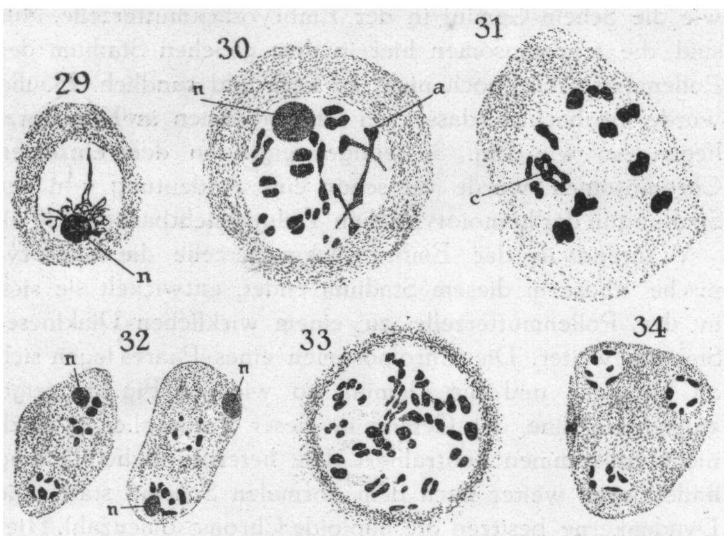


Fig. 29—34. Pollenmutterzelle-Teilungen. 29 Spirem-Stadium einer Pollenmutterzelle von *E. violaceo-petiolata*. 30 Späte Prophase bei *E. confertifolia*. 31 Echte Diakinese bei *E. confertifolia*. 32 Bildung der Tetrade-Kerne bei *E. cochleoides*. 33 Der Grösste von drei Schnitten durch eine Pollenmutterzelle von *E. violaceo-petiolata* in einem späten Prophase-Stadium. 34 Bildung der Tetrade-Kerne bei *E. violaceo-petiolata*. n = Nucleolus. 29, 32, 34 : 733 ×; id. 30, 31, 33 : 1466 ×.

mutterzelle dar, welche im Ganzen 130 Chromatinteilchen besitzt. Bei der Bildung von Pollen-Tetraden ist in späten Stadien die haploide Chromosomenzahl deutlich fest zu stellen (Fig. 34).

War die Bildung der jungen Tetradezellen noch normal,

so beginnt bei allen drei Kleinarten jetzt allmählich die weitere Entwicklung dieser jungen Zellen, wenigstens bei vielen Pflanzen. Es wurden in gleich alten Antheren nämlich alle möglichen verschiedenen Entwicklungsstadien gefunden. In den meisten Antheren zeigen die jungen Pollenkörner schon vor der Exinebildung deutliche Degenerationserscheinungen. Sie bleiben nicht rund, sondern werden eckig und klein, und plasmolysieren und färben sich oft überhaupt nicht mehr mit Haematoxylin. Tritt die Degeneration erst nach der Exinebildung ein, so wird diese Exine bald zerstört. Der ganze Inhalt einer Anthere sieht dann kümmerlich aus und die Körner bleiben klein. Dass solche Pollenkörner steril sind, ist wohl selbstverständlich. In anderen Antheren werden die Pollenkörner normal gross und ihre Kerne färben sich genau so wie die Kerne von anderen, nicht degenerierten Zellen. Solche Antheren gibt es jedoch nur wenige. Die Pollenkörner sehen hier fertil aus.

Sehr viele andere Antheren, sogar die meisten, besitzen im Anfang gut aussehenden Pollen. Werden sie jedoch älter, so tritt eine Aenderung in den Pollenkörnern auf. Der ganze Inhalt färbt sich plötzlich so pechschwarz, dass überhaupt nichts mehr zu sehen ist als eine grosse schwarze Kugel mit einer Exine, welche in diesem Fall bald zerspringt. Auch solche Körner sind sicher steril, obwohl sie makroskopisch ganz normal aussehen. Die zweite Art Pollenkörner, die anscheinend fertile, kommt am wenigsten vor. Alle drei Arten werden in vielen Pflanzen nebeneinander gefunden; Pflanzen mit nur sterilen Pollenkörnern sind nicht selten.

Wenn eine Anthere sich öffnet, so besitzt sie meistens ziemlich viel gelben, anscheinend gesunden Pollen. Weil jedoch die Pollenkörner relativ klein sind und jede Anthere eine Unmenge Körner enthält, ist ohne Mikroskop nie zu sehen, ob die Anthere viele Körner von dem zu zweit genannten Typus besitzt, oder hauptsächlich sterilen Pollen.

Wie bekannt sind alle Narben schon früh mit Pollen bedeckt. Bei vielen hunderten Längsschnitten durch reife Narben wurde nie eine gefunden, deren Narbe völlig pollenfrei war. Es wurde jedoch bald deutlich, dass die grosse Mehrheit der Körner keimungsunfähig ist. Narben aus eben geöffneten Blüten tragen oft noch fertil aussehenden Pollen. Auf älteren Narben sieht der Pollen jedoch schon viel schlechter aus. Die meisten Körner sind ganz zerdrückt und zerstört, einige zeigen, dass sie versucht haben, einen Pollenschlauch auszutreiben. Bei einigen ist dies in so weit gelungen, als sie einen Schlauch hervorgebracht haben, welcher nicht grösser als zweimal so gross wie das Korn selbst geworden ist. Weiter bringen sie es meistens nicht. In diesen Pollenkörnern, welche also wenigstens zu keimen versucht haben, wurde nach den verschiedenen Kernen des männlichen Gametophyten gesucht, jedoch vergeblich. In den kurzen Pollenschläuchen war wohl oft eine dunkle Stelle zu sehen, ob es aber wirklich Kerne waren, konnte nicht festgestellt werden. Dies war auch sehr schwierig, weil die Pollenschläuche während des Absterbens ganz schwarz wurden.

In einigen Narben wurden schliesslich Pollenschläuche entdeckt. Eigenartig dabei ist, dass es wahrscheinlich nicht nur von dem Fertilitätsgrad der Pollenkörner abhängig ist, ob die Schläuche eindringen, denn sie wurden zufällig gerade bei Pflanzen gefunden, bei welchen nur sehr wenig Pollenkörner von dem anscheinend fertilen Typus vorhanden waren. Wurde jedoch in einem Narbenschnitt ein Pollenschlauch gefunden, so konnten nachher immer noch verschiedene andere in derselben Narbe entdeckt werden. Im Ganzen wurden sie in vier Narben gefunden, während alle anderen völlig pollenschlauchfrei waren. Wahrscheinlich wirkt also die Beschaffenheit der Narbe auch mitbestimmend, ob die Schläuche eindringen können oder nicht.

Die Schläuche wachsen zwischen zwei Papillen durch

und in das Narbengewebe hinein. Viel weiter dringen sie meistens nicht vorwärts. Im Griffel angelangt, stellen die meisten ihr Wachstum ein und die Pollenschläuche sterben ab. Das ist sehr deutlich zu sehen, weil die unteren Spitzen der Schläuche sich durch Austritt des Chromatin aus den Kernen schwarz färben. Auch noch ziemlich viel später, nachdem die Schläuche ihr Wachstum eingestellt haben, sind sie durch diese Färbung in Narbe und Griffel aufzufinden. Tiefer als halbwegs in den Griffel dringen die Pollenschläuche eigentlich nie ein. Nur einmal wurde einer unten im Griffel gefunden, jedoch noch sehr weit von den Plazenten und Samenanlagen entfernt. Diese letzteren sind immer vollkommen frei von Schläuchen.

Es zeigt sich also, dass die meisten Pollenkörner steril sind, aber auch, dass ein Teil wenigstens einen solchen Fertilitätsgrad erreicht haben, dass sie Pollenschläuche aussenden können, welche allerdings ihr Ziel nicht erreichen. Um zu untersuchen, ob dieses Nichteindringen auf Empfängnisunfähigkeit der Narben oder nur auf Pollensterilität zurückzuführen ist, wurden einige künstliche Pollenkulturen versucht. Solche Kulturen bleiben immer mangelhaft, weil man vorher die chemische Zusammensetzung des natürlichen Keimungsbodens nicht kennt und also auch nicht wissen kann, auf welchem künstlichen Boden die Pollenkörner am besten keimen können. Auch kennt man die optimalen Aussenbedingungen nicht.

Es wurden drei verschiedene Kulturböden benutzt, nämlich zwei Zuckerlösungen von 2 % und 5 % und ein von Paton (1914) empfohlenes Gemisch (modifizierte Knop'sche Lösung). Allen drei Lösungen wurde etwas Agar hinzugefügt und es wurden sowohl Kulturen in Petrischalen als in Hängetropfen versucht. Die Resultate waren jedoch vollkommen negativ. Kein einziges Pollenkorn brachte einen guten Pollenschlauch hervor. Von den Pollenkörnern von *E. violaceo-petiolata* versuchten einige zu keimen, die Exine

bekam Risse, aber Pollenschläuche wurden nie gebildet. Positives lieferten diese Kulturversuche also nicht. Vielleicht lag der Fehler in den Versuchsmethoden. Wenn das Pollen jedoch vollkommen fertil gewesen wäre, dann wäre unbedingt auch der Erfolg dieser Versuche grösser gewesen.

In der Pollenmutterzelle findet also die Reduktionsteilung noch normal statt, aber das Verhalten des männlichen Gametophyten deutet auch auf ein vielleicht erst vor kurzer Zeit stattgefundenes Verlorengehen der sexuellen Fortpflanzungsmöglichkeit hin.

KAPITEL VII.

Ergebnisse und Folgerungen.

§ 1. Die Ergebnisse der cytologischen Untersuchungen und die negativen Kreuzungsresultate.

In den drei vorigen Kapiteln wurden die wichtigsten Tatsachen über die Entstehung und Entwicklung der Geschlechtszellen einiger *Erophila*-Kleinarten besprochen und nebenbei auch einiges allgemein Karyologisches dieser Sub-Species festgestellt. Die cytologische Untersuchung ergab zwei wichtige, von einander unabhängige Sachen. Als Hauptergebnis wurde gefunden, dass die untersuchten *Erophila's* ohne vorhergehende Befruchtung einen Keim bilden können und die Erscheinungen, welche mit dieser ungeschlechtlichen Fortpflanzung verknüpft sind, wurden aufgedeckt. Zweitens wurde das sehr eigentümliche Verhalten aller Kèrne von *Erophila violaceo-petiolata* gefunden. Dieser Zerfall aller Chromosomen bei der Kernteilung in zahllose Chromatin-Teilchen ist eine bisher allein dastehende Tatsache. Insbesondere die Wiederherstellung der Chromosomen in der Metaphase ist etwas sehr eigenartiges. Diese Erscheinungen sind jedoch erst bei einer einzigen Kleinart gefunden und verschiedene Stadien des Zerfalls müssen noch näher untersucht werden. Deshalb ist es besser, vorläufig noch keine theoretischen Folgerungen aus dem Gefundenen zu ziehen. Der Zerfall ist speziell für das Problem der

Individualität der Chromosomen von grosser Bedeutung. Eine theoretische Betrachtung dieser Erscheinung würde unbedingt zu praematuren Spekulationen führen; darum ist es besser, sie erst näher zu untersuchen. Was ich bisher bei dieser Kleinart fand, ist in den vorigen Kapiteln mitgeteilt. Hoffentlich wird es möglich sein, die Eigentümlichkeiten von *E. violacao-petiolata* näher aufzudecken.

Als Hauptergebnis liegt der Nachweis von Ooapogamie bei den untersuchten *Erophila*-Kleinarten vor. Die Kreuzungsversuche von Lotsy, deren negativen Resultate für ihn die erste Veranlassung waren, eine apomiktische Fortpflanzungsweise zu vermuten, sind hierdurch aufgeklärt. Wäre es ihm nicht gelungen, die Kastration auszuführen, so würde die ganze *Erophila*-Frage jetzt noch genau so unklar sein wie vorher. Nun jedoch hier die Apogamie sicher festgestellt worden ist, ist nicht nur die Unveränderlichkeit der Sub-Species verständlich geworden, sondern liegt auch die Möglichkeit vor, die eigenartigen Kreuzungsresultate von Rosen zu erklären.

In den vorigen Kapiteln ist mitgeteilt, wie die Entwicklung der Sporenmutterzellen, der Embryosäcke und der Pollenkörner vor sich geht. Die Embryosackmutterzelle beginnt ihre Teilung normal heterotypisch und erst spät vor dem eigentlichen Teilungsschritt ändert sie sich so, dass sich die einzelnen Chromosomen typisch spalten, wodurch die Tochterkerne diploid bleiben. Die Tetradebildung verzögert sich nur einige Zeit und die Embryosackbildung findet im allgemeinen normal statt. Aber die diploide Eizelle braucht keine Befruchtung und bringt, ohne weitere Anregung, einen Embryo hervor. Die Pollenmutterzelle bildet durch eine normale Reduktionsteilung haploide Pollenkörner. Erst bei der weiteren Ausbildung der Pollenkörner treten Degenerationserscheinungen auf und weitaus die meisten Pollenkörner sind steril. Die Abweichungen vom normalen Schema sind also gering. Dieses, zusammen mit der Tatsache, dass

Rosen über geschlechtliche *Erophila*-Kleinarten verfügte, macht es wahrscheinlich, dass das Auftreten von Ooapogamie hier eine relativ junge Erscheinung ist. Nicht alle *Erophila's* sind also apogam. Ob vielleicht sexuelle Arten auf die Dauer apogam werden, ist noch ein ungelöstes Problem. Es wird im nächsten Paragraphen bei der Behandlung der Frage, ob Rosen's F_2-Kleinarten vielleicht gerade durch Apogamie konstant geworden sind, noch besprochen werden.

Von den drei untersuchten apogamen Kleinarten besitzen zwei die vegetative Chromosomenzahl 12, während die dritte, *E. confertifolia,* 24 als Chromosomenzahl hat. Wie bekannt, kommt es oft vor, dass apogame Arten eine doppelt so grosse Chromosomenzahl besitzen wie die nächstverwandten sexuellen Formen. Verschiedene Forscher, insbesondere Strasburger (1910 a), nahmen darum an, dass Chromosomenverdoppelung den Verlust der sexuellen Fortpflanzung veranlassen könnte. Sicher ist dies jedoch nicht, denn es gibt verschiedene apogame Arten mit anderen, meistens noch wieder höheren Chromosomenzahlen als die doppelten Zahlen der verwandten sexuellen Arten. Die Zahlen der untersuchten *Erophila*-Kleinarten sind für apogame Pflanzen sehr niedrig. Die Zahl 24 kommt auch vor bei *Atamosco texana* (Pace 1913) und bei *Chara crinita* (Ernst 1917 a). Die Zahl 12, wie sie *E. cochleoides* und *E. violaceo-petiolata* besitzen, wurde noch nie bei apogamen Pflanzen gefunden. Die niedrigste, bisher ermittelte Zahl war 14—16 bei *Chondrilla juncea* (Rosenberg 1912) und dies war schon eine grosse Ausnahme. Wären die beiden *Erophila's* mit 12 Chromosomen sexuell gewesen und *E. confertifolia* mit 24 Chromosomen apogam, so würden die *Erophila's* besser in die Reihe der apogamen Pflanzen passen. Unter den nahe mit *Erophila verna* verwandten Arten sind nur die Chromosomenzahlen von *Lunaria biennis* und von *Capsella bursa pastoris* (Laibach 1907) bekannt, nämlich 24 bezw. 32, also höhere Zahlen

als die niedrigste, welche bei *Erophila* gefunden wurde. Bei *Erophila* kann also die Hypothese der Chromosomenverdoppelung in apogamen Species abgelehnt werden, so wie diese in letzter Zeit auch in anderen Fällen abgelehnt worden ist.

Bemerkenswert ist es, dass *E. confertifolia*, welche von Dr. Lotsy und von mir lange Zeit als ein Bastard zwischen den beiden anderen untersuchten Kleinarten angesehen wurde, 24 Chromosomen besitzt und die beiden als Eltern angesehenen Kleinarten jede nur 12. *E. confertifolia* ist äusserlich sehr deutlich intermediair zwischen diesen beiden und ist gerade auch nach einem Kreuzungsversuch von Dr. Lotsy zum ersten Male gefunden. Es wäre jedoch schon sehr eigenartig, dass gerade einer von den 201 aus dieser Kreuzung entstandenen Samen sexuell erzeugt wäre, aber unmöglich wäre es nicht. Erst die cytologischen Funde haben den sicheren Beweis erbracht, dass *E. confertifolia* nicht ein solcher Bastard sein kann und dass die äusseren Merkmale hier nur einen Bastard vorgetäuscht haben.

Die Chromosomen liegen nämlich bei *E. confertifolia* in vegetativen Zellen sehr schön paarweise und die Paare sind sehr verschieden. Bei *E. cochleoides* ist die Form der Chromosomen und der Paare ganz anders. In mehreren Hinsichten sind die Chromosomen der drei Kleinarten von einander verschieden. Aber auch wenn dies nicht so wäre, beweisen dennoch andere Tatsachen, dass die 24 Chromosomen von *E. confertifolia* nicht aus zwei verschiedenen Geschlechtszellen von den beiden anderen Kleinarten zusammengekommen sein können. Die Pollenkörner von *E. violaceo-petiolata*, welche immer nach einer Reduktionsteilung entstehen, besitzen nie mehr als 6 Chromosomen. Die diploide Chromosomenzahl in den Eizellen von *E. cochleoides* ist 12. Durch eine zufällige abnormale Verschmelzung der beiderlei Geschlechtszellen kann also nie ein Individuum mit 24 Chromosomen entstehen. Eine Befruchtung einer

diploiden Eizelle ist übrigens auch wohl sehr zweifelhaft, wenn nicht ausgeschlossen. Aber auch die Tatsache, dass bei *E. violaceo-petiolata* immer Zerfall der Chromosomen auftritt und bei *E. confertifolia* nie, schliesst ein Mitwirken von Chromosomen ersterer Kleinart in letzterer aus. Die Chromosom-Komplexe sind in den drei Kleinarten gänzlich verschieden und *E. confertifolia* ist also sicher nicht der Bastard, wofür sie angesehen wurde. Hier hat die cytologische Untersuchung gezeigt, wie vorsichtig man bei der Feststellung der Bastardnatur einer Pflanze nur nach äusseren Merkmalen sein muss.

---

§ 2. Die entdeckte Apogamie und die älteren *Erophila*-Untersuchungen.

Obwohl es jetzt sehr wahrscheinlich ist, dass Apogamie in vielen bekannten Fällen vom Konstantbleiben der *Erophila*-Kleinarten den Grund für diese Erscheinung gebildet hat, darf dies doch nicht ohne weitere Untersuchung angenommen werden. Nie wurden von älteren Forschern, wie Jordan, De Bary und Rosen (1889) Versuche gemacht, um die Möglichkeit ungeschlechtlicher Fortpflanzung zu prüfen. Die andauernde Unveränderlichkeit ist natürlich wohl durch ausschliessliche Selbstbestäubung zu erklären, welche schon in der noch geschlossenen Blüte stattfindet. Hierbei gibt es jedoch grosse Schwierigkeiten. Wenn Autogamie in den geschlechtlichen Kleinarten die einzige Fortpflanzungsmöglichkeit ist und die autogamen Pflanzen konstante Nachkommen in so grossen Mengen liefern, wie das in den bisherigen *Erophila*-Kulturversuchen der Fall war, dann müssten die Formen wohl vollkommen homozygot gewesen sein, denn es trat nie eine auch nur etwas abweichende Form auf. Dies wäre jedoch eigenartig, weil gerade überall, wo mehrere *Erophila*-Kleinarten zusammen gefunden

wurden, diese sehr nahe mit einander verwandt waren und meistens nur an einem Fundort vorkamen. Sie sind also wahrscheinlich am Fundort entstanden. Hierbei muss wohl gleich an Bastardierung gedacht werden. Vollkommene Homozygotie bei all diesen zusammen vorkommenden Kleinarten ist also sehr unwahrscheinlich. Wie ist es dann aber möglich, dass alle Formen dennoch unveränderlich bleiben, wenn sie sich sexuell fortpflanzen?

Aber es liegt noch eine andere Schwierigkeit vor. Von Rosen und anderen Forschern ist festgestellt worden, dass Selbstbestäubung wohl sehr allgemein vorkommt, aber dass auch Fremdbestäubung möglich ist. Gerade dadurch hat Rosen seine eigenartigen Resultate erzielt. Nun wäre es doch wohl sonderbar, dass in der Natur nie eine zufällige Kreuzbestäubung auftreten würde. Nimmt man sexuelle Fortpflanzung als die einzige Möglichkeit an, dann hat nie eine Kreuzbestäubung stattgefunden, denn alle Forscher sahen, dass die *Erophila's* in der Natur konstant blieben. Eine so absolute Konstanz bei nicht obligat autogamen Pflanzen, welche sich normal sexuell fortpflanzen, kommt mir sehr unwahrscheinlich vor.

Jetzt, wo bei drei *Erophila*-Kleinarten die Apogamie sichergestellt ist, nachdem Kastrationsversuche sie schon wahrscheinlich gemacht hatten, und Apogamie nun auch bei anderen, ohne spezielle Absicht gesammelten Kleinarten gefunden ist, ist die Möglichkeit sehr gross, dass Apogamie eine Erscheinung ist, welche sehr allgemein bei *Erophila verna* vorkommt. Dann ist die Unveränderlichkeit der bisherigen *Erophila*-Kulturen ohne Schwierigkeit zu erklären, denn die *Erophila's*, ob sie nun Homozygoten sind oder nicht, können dann nichts anderes hervorbringen als ihresgleichen. Mit absoluter Sicherheit ist dies natürlich nur durch cytologische Untersuchung der betreffenden *Erophila's* zu beweisen.

Es bleiben noch die sexuellen Kleinarten von Rosen

(1911) zu besprechen übrig und es soll untersucht werden, ob jetzt vielleicht Rosen's Resultate besser zu verstehen sind. Im Kapitel I sind sie schon genannt und sie brauchen also hier nicht einzeln noch einmal wieder aufgeführt zu werden. Sehr viele seiner Kreuzungsversuche hatten ein negatives Resultat. Im Kapitel I § 2 habe ich schon mitgeteilt, dass dieses Resultat keine Folge vom Zufall oder von Fehlern in der Kreuzungsmethode sein kann. Warum haben dann so viele Kombinationen nur der Mutter gleiche Nachkommen geliefert? Auch hier kann m. E. die Ursache wieder mit grosser Wahrscheinlichkeit in Apogamie gesucht werden. Die Rosen'schen Zahlen sind jedoch ziemlich klein und unmöglich ist es nicht, dass, wären die Nachkommenschaften grösser gewesen, zwischen den apogam entstandenen Tochterpflanzen ein oder mehrere sexuell erzeugte Bastarde aufgetreten wären, ebenso wie andere von Rosen versuchte Kombinationen grösstenteils der Mutter gleiche Nachkommen und nur vereinzelte Bastarde hervorbrachten.

Es können gleich einige Rosen'sche Kombinationen aus der Besprechung ausgeschaltet werden, weil Rosen selbst mitteilt, dass die Bastarde der Mutter so ähnlich waren, dass sie nicht ganz sicher als solche zu erkennen waren, nl. *E. cochleata* × *stricta* und *E. stricta* × *cochleata*. Auch andere Bastarde sind sehr schwierig von der Mutter zu unterscheiden, während drei Kombinationen nur einen einzigen Bastard lieferten. Bei sechs Kombinationen traten unter den Nachkommen ziemlich viele Bastarde auf. Hier ist es also sicher, dass die benutzten Kleinarten sich sexuell fortpflanzen konnten. Es ist jedoch möglich, dass diese Kleinarten partiell apogam waren, dass sie sowohl diploide als haploide Eizellen hervorbrachten und dass es von der Beschaffenheit des bestäubenden Pollens abhing, ob sexuelle oder apogame Keime gebildet wurden. Diese Möglichkeit ist hypothetisch, aber sicher nicht ausgeschlossen, weil

R o s e n z. B. aus den Kombinationen *E. elata* × *chlorina* und *E. elata* × *stelligera* keine Bastarde erhielt, während von den 25 Nachkommen von *E. elata* × *cochleata* 10 Bastarde waren. Dies wäre so zu erklären, dass *E. elata* beiderlei Eizellen besässe, dass die diploiden Eizellen jedoch nur dann apogame Keime hervorbringen könnten, wenn keine oder nicht genügend Pollenschläuche von Kleinarten mit sexuell ausreichender Affinität zu *E. elata*, an den haploiden Eizellen anlangten. Wäre dieses Letzte wohl der Fall, so könnten auch geschlechtliche Keime entstehen. *E. chlorina* und *E. stelligera* könnten entweder überhaupt keine fertilen Pollenkörner geliefert haben oder die Affinität ihrer Kerne zu *E. elata* wäre nicht gross genug. So wäre klar, dass diese beiden Kombinationen keine Bastarde liefern könnten. Hätte *E. cochleata* nun wohl solche Pollenkörner besessen, so wären dadurch die Bastarde von *E. elata* × *cochleata* erklärt.

Wird also partielle Apogamie mit verschiedener Beschaffenheit des Pollens, — vielleicht vollkommene oder partielle Sterilität — angenommen so sind die R o s e n'schen Kreuzungsresultate sehr gut zu erklären. Solange die Apogamie-Möglichkeit nicht auch bei diesen Kleinarten durch exakte Untersuchungen festgestellt ist, bleibt das Obengesagte noch Hypothese.

Wie ist jedoch das plötzliche Konstantwerden der F_2-Bastarde von *E. cochleata* × *radians* zu deuten? Die Zahl der F_1-Bastarde war hier bekanntlich eine grössere; die sexuelle Fortpflanzungsmöglichkeit von *E. cochleata* war sehr stark. F_1 war metroklin intermediair und scheinbar monomorph, während in F_2 die neuen Typen auftraten, welche in späteren Generationen konstant blieben. In F_2 entstanden also eigentlich neue Kleinarten. Da nun Konstantbleiben von *Erophila's* durch Apogamie sehr oft vorzukommen scheint, fällt ein ganz neues Licht auf diese F_2-Generation und obwohl auch dies nur wieder exakt

cytologisch zu beweisen wäre, ist es sehr wahrscheinlich, dass die geschlechtiche Fortpflanzung hier der apomiktischen Platz gemacht hat.

Diese Annahme wird auch von anderen Tatsachen gestützt. In der F_3-Generation ist nämlich die Fertilität, welche in den geschlechtlichen Generationen sehr verringert war, wieder auf die normale Höhe gestiegen. Die, wahrscheinlich abnormale, geschlechtliche Phase wurde also von abnehmender und die konstant bleibende, wahrscheinlich ungeschlechtliche Phase, von normaler Fertilität begleitet. Diese plötzliche Aenderung der Fruchtbarkeit findet gleichzeitig mit einer wichtigen Aenderung in der Pflanze selbst statt. Nichts kann dies nun besser erklären als gerade Apogamie.

Die abnehmende Fertilität zeigt schon, dass eine Kreuzung wie die oben Genannte nicht die normale Fortpflanzungsweise darstellt. Nun gibt es zwei andere mögliche Fortpflanzungsweisen der Mutterpflanze *E. cochleata*. Entweder sie ist obligat sexuell; die Fertilität bleibt aber nur bei Autogamie normal und allein so kann *E. cochleata* als Sub-Species konstant erhalten bleiben. Oder sie ist partiell apomiktisch und kann ungeschlechtlich Keime bilden, wahrscheinlich aus diploiden Eizellen, aber auch geschlechtlich aus haploiden, befruchtungsbedürftigen Eizellen.

Gegen erstere und für letztere Möglichkeit sprechen zwei Sachen. Erstens kamen in der F_2 von *E. cochleata* × *radians* ebenso viele verschiedene Typen vor wie es Individuen gab. Dies wäre, so wie R o s e n auch sagt, vielleicht noch wohl mendelistisch zu erklären. Aber wenn die Eltern wirklich reine Arten gewesen sind, dann ist es doch ziemlich eigenartig und eine grosse Besonderheit, dass von 200 Individuen nicht einmal zwei einander gleich waren. Viel besser zu verstehen, sogar vollkommen selbstverständlich, ist diese Vielgestaltigkeit jedoch, wenn die Eltern selbst heterozygotisch gewesen sind. Die Tatsache, dass R o s e n's F_1 scheinbar monomorph war, ist dann

natürlich unverständlich. Die Zahlen seiner F_1-Pflanzen waren jedoch viel zu gering um daraus Schlüsse zu ziehen betreffs der Homozygotie der P_1-Pflanzen. Leider zeigt Rosen's Verhandlung keine Abbildung von einer ganzen F_1-Generation. Die Unterschiede der *Erophila's* treten im allgemeinen erst deutlich hervor, wenn die Pflanzen in einem ziemlich alten Stadium gekommen sind. Es ist mir selbst oft passiert, dass ich einen *Erophila*-Bestand als monomorph ansah, dass es sich jedoch erst nach vielen Wochen zeigte, dass mehrere Typen in diesem Bestand vorkamen. Darum und auch wegen der geringen Zahlen der Pflanzen, kommt es mir vor, wahrscheinlich zu sein, dass Rosen's F_1-Generationen nur scheinbar monomorph gewesen sind und dass sie mehreren, vielleicht nur wenig von einander verschiedenen, Formen enthalten haben. Erst in den F_2-Generationen, welche viel grösser waren, ist die Polymorphie deutlich hervorgetreten. Dann brauchen für die Rosen'schen Fälle auch keine Hilfshypothesen gesucht zu werden und sind es nur komplizierte Mendel-Fälle. Bei Autogamie würden diese *Erophila's* nicht konstant bleiben, bei apogamer Fortpflanzung natürlich wohl, und ihre heterozygote Natur wird erst bei zufälligen Kreuzungen deutlich. *E. cochleata* und andere partiell apogame Kleinarten sind dann mit den neuen heterozygoten F_2-Typen vollkommen zu vergleichen und vielleicht auf genau dieselbe Weise entstanden. Für diese Fortpflanzungsweise spricht ferner noch, dass auch andere Kombinationen mit *E. cochleata* als Mutterpflanze sowohl Bastarde wie konstante Nachkommen lieferten, wenn auch die Zahl der Bastarde kleiner war als bei *E. cochleata* × *radians*. Die Beschaffenheit des *radians*-Pollens war wahrscheinlich so, dass die Affinität zu *E. cochleata* grösser war als bei anderen als Vater benutzten Pflanzen.

Das Zutreffen dieser Möglichkeit ist nach der Entdeckung von Apogamie bei *Erophila* sehr wahrscheinlich. *E. coch-*

leata und vielleich auch die anderen Rosen'schen Kleinarten sind dann im normalen Fall apogam und bleiben dadurch konstant. Wird jedoch fremder Pollen mit genügendem Affinitätsgrad und mit voller Fertilität benutzt, dann tritt die geschlechtliche Fortpflanzungsmöglichkeit ans Licht. Es werden Bastarde mit, wegen der abnehmenden Fertilität, beschränkter Existenzmöglichkeit gebildet. In diesen Bastarden sind mutmasslich auch diploide Eizellen vorhanden, aber diese kommen nicht zur Entwicklung, weil vorläufig der eigene Pollen noch einen Affinitätsgrad und eine Fertilität besitzt, durch welche auf sexuellem Wege Keime hervorgehen können. Wenn diese Art der Fortpflanzung scheitert, dann übernimmt die ungeschlechtliche Fortpflanzung die Arbeit und es entstehen konstante, völlig fertile Nachkommen.

Eine Erklärung von Rosen's Resultaten wird aber solange hypothetisch bleiben, als seine Kleinarten nicht näher untersucht sind. Die hier genannte Hypothese beruht jedoch auf festem Grund, weil es sichergestellt wurde, dass Apogamie bei *Erophila*-Kleinarten vorkommt, und, weil die Wahrscheinlichkeit gross ist, dass sie auch in Rosen's Kleinarten eine Rolle gespielt hat.

Auch die Kreuzungsresultate der anderen Rosen'schen Kombinationen können mit Hilfe von Apogamie sehr einfach aufgeklärt werden. Wahrscheinlich hat der genannte Forscher mit einem Komplex von vielen, partiell apogamen Kleinarten gearbeitet. Die Frage, ob diese Kleinarten vielleicht im Begriff stehen, gänzlich ungeschlechtlich zu werden, wird im nächsten Paragraphen besprochen werden.

---

§ 3. Theoretisches über die Entstehungweise der apogamen *Erophila*-Kleinarten.

Aus dem Vorigen geht hervor, dass die neuen Formen aus der F_2 von *E. cochleata* × *radians* als Neukombinationen

angesehen werden können, welche nach einer Bastardierung ausgespaltet worden sind und durch Aenderung des Fortpflanzungsmodus konstant blieben. Sie bilden also die ersten Individuen von F_2-Klonen, von apogamen „neuen Arten". Im normalen Fall pflanzen sich die *Erophila's* wohl nicht sexuell fort, obwohl sie die Möglichkeit besitzen, dies unter besonderen Bedingungen zu tun, sonst würde die Nachkommenschaft der Pflanzen, welche, wie ich zeigte, heterozygotisch sein müssen, nicht so konstant sein. Der Fortpflanzungsmodus von den von mir untersuchten Kleinarten ist apomiktisch, aber dieser Modus weicht nur so wenig von dem normal sexuellen Fortpflanzungsmodus ab, dass er relativ jung sein muss. Wahrscheinlich sind diese Kleinarten früher normal geschlechtlich gewesen und erst allmählich apomiktisch geworden..

So wie *E. cochleata*, so können wahrscheinlich alle *Erophila*-Kleinarten auf beiderlei Weisen Nachkommen hervorbringen, bis sie obligat apogam werden. Von diesem letzteren Stadium war *E. cochleata* noch weit entfernt. Wie weit die von mir untersuchten Kleinarten hiervon entfernt sind, ist nicht festzustellen. Sie haben in den Kulturen keine Bastarde hervorgebracht, aber es scheint mir nicht ausgeschlossen zu sein, dass auch sie unter bestimmten Umständen, wenn sie mit sehr fertilen, fremden Pollenkörnern bestäubt werden, sexuell Keime hervorbringen können. Die Zahl der von mir cytologisch untersuchten Embryosäcke müsste viel und viel grösser sein, bevor mit genügender Sicherheit gesagt werden dürfte, diese Kleinarten bildeten überhaupt nie haploide Eizellen.

Aus den cytologisch gefundenen Tatsachen und aus Rosen's Resultaten wird jetzt wohl klar, wie Kleinarten von *Erophila verna* entstehen können. Die bestehenden Kleinarten sind, wenn sie in gleicher Weise entstanden sind wie die F_2-Klone von *E. cochleata* × *radians*, alle oder fast alle heterozygotisch. Dass sie wirklich so entstanden

sind, dafür spricht nicht nur die entdeckte Apogamie, sondern auch eine andere sehr wichtige Tatsache. Wie schon mehrere Male erwähnt wurde, sind die in einer Gruppe zusammen vorgefundenen Kleinarten in verschiedenen Eigenschaften der F_2-Generation aus *E. cochleata* × *radians* sehr ähnlich. Nun könnte man vielleicht auch an Mutation denken. Dass sie dadurch entstanden sind, ist aber ausgeschlossen, weil es nicht denkbar ist, dass so viele Mutationen gleichzeitig an einem Ort aufgetreten sind, dass nicht einmal zwei ganz dicht zusammen stehende Kleinarten einander mehr ähnlich sind; es ist auch nicht denkbar, dass durch solche plötzliche, massenweise Mutation eine so geschlossene Reihe von nahe nebeneinander wachsenden Formen entstehen würde, wie sie meistens an einem Fundort auftritt.

All dieses is jedoch sehr natürlich, wenn die Kleinarten durch Bastardierung zwischen zwei ziemlich heterozygoten Sub-Species entstanden und dann nachher apogam geworden sind, genau so wie die Kreuzungsresultate von Rosen erklärt wurden. Alles Mitgeteilte deutet also darauf hin, dass viele, vielleicht alle Kleinarten von *Erophila verna* durch zufällige Bastardierung zwischen partiell apogamen Kleinarten entstanden sind. Weil sie selbst auch wieder apogam oder partiell apogam und dabei heterozygotisch sind, dürfen sie eigentlich nur Klone und nicht Arten oder Kleinarten genannt werden. Eine Bastardierung in der Natur ist nicht ausgeschlossen (cf. Rosen 1911 p. 398), aber die Selbstbestäubungsvorrichtungen sorgen dafür, dass Fremdbestäubung nur sehr selten Erfolg haben kann. Und wenn Fremdbestäubung stattfindet, dann sind die männlichen Geschlechtskerne doch nur in sehr wenigen Fällen im Stande, mit haploiden Eizellen, welche sie zufällig erreicht haben, zu verschmelzen. Dadurch kommt es, dass Bastardierung von *Erophila's* in der Natur so selten stattfindet. Wenn aber so eine Bastardierung wohl stattfindet, dann entsteht eine

Gruppe von neuen Kleinarten, von neuen Klonen, so wie sehr oft gefunden wird, und so wie R o s e n künstlich eine hergestellt hat.

Diese Entstehungstheorie der *Erophila*-Kleinarten gibt, mit den gefundenen Tatsachen vor Augen, eine sehr natürliche Erklärung der *Erophila*-Frage. Die Polymorphie von *Erophila verna* wird hierdurch begreiflich, aber die vielen Formen dieser Species sind keine Kleinarten, sondern durch Apogamie am Leben erhaltene Klone. Einige dieser partiell apogamen Klone werden bei einer neuen Bastardierung beteiligt und sind dadurch die Eltern oder Grosseltern von neuen Klonen. So entstehen immer andere Formen, welche auch wohl immer neue Formen sind. Daher kommt es, dass beinahe nie zwei an verschiedenen Orten gefundene Kleinarten mit einander zu identifizieren sind und darum hat es auch keinen Zweck, sie genau systematisch zu beschreiben.

Eine letzte Schwierigkeit bleibt nog übrig. Woher kommt es, dass kurz nach der Bastardiering eine neue Fortpflanzungsweise, die Apogamie, auftritt? Hierüber wird nichts mit Sicherheit zu sagen sein, bevor nicht die F_1 und F_2-Generationen cytologisch untersucht sind. Wenn *E. cochleata* partiell apogam ist und nur nach Fremdbestäubung sexuelle Nachkommen liefern kann, warum ist dann nicht gleich wieder F_1 apogam geworden, weil hier wieder Autogamie stattfindet? Besitzen die Bastarde vielleicht eine geschlechtliche und eine apomiktische Tendenz und wird in F_2 die apomiktische stärker und die geschlechtliche schwächer? Das einzige, was feststeht, ist, dass die in F_1 und F_2 so stark abnehmende Fertilität irgend einen Grund hat. Vielleicht is die Affinität zwischen der heterozygoten Eizelle und den gleichfalls heterozygoten Pollenkörnern in F_2 noch kleiner geworden wie in F_1 und werden dadurch nur sehr wenige sexuelle Keime gebildet. In der konstant bleibenden F_3-Generation ist die Fertilität wieder normal,

etwas sehr natürliches, wenn diese Generation apogam ist, und Affinität zwischen zwei Geschlechtskernen keine Rolle mehr spielt. Aber warum hat die apogame Fortpflanzung dann in F_1 und F_2 noch nicht mitgeholfen, um die Fertilität hoch genug zu halten? Ueber die Gründe hierfür ist noch nichts bekannt.

Sicher ist, dass in der überaus polymorphen Species *Erophila verna* Apogamie eine oft vorkommende Erscheinung ist und dass durch Bastardierung neue Formen entstehen können, welche sehr wahrscheinlich auch wieder apogam sind.

Hierdurch bekommt die Theorie von Ernst über Bastardierung als Ursache der Apogamie wieder eine Stütze. Die hybride Natur der *Erophila's* geht mit Apogamie zusammen. Aber diese beiden sind nicht einfach Begleiterscheinungen von einander. Rosen's Versuche haben gezeigt, dass ein kausales Verhältnis zwischen der Bastardierung und dem Auftreten von neuen konstanten Formen besteht, oder, wie jetzt wohl gesagt werden darf, zwischen Bastardierung und Apogamie bei *Erophila verna*. Dieses Verhältnis besteht nicht allein bei den genannten Fällen in künstlicher Kultur. Man darf auch zwischen der Bastardierung in der Natur bei Kleinarten dieser Species und der bei ihnen vorkommenden Apogamie dasselbe Verhältnis annehmen. Wie Bastardierung die Apogamie hervorrufen kann, darüber ist noch nichts mit Sicherkeit zu sagen, aber wahrscheinlich bildet plötzlich abnehmende Fertilität einen notwendigen Schritt auf dem Wege, welcher die beiden Erscheinungen verbindet.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Kreuzungsversuche zwischen *E. cochleoides* und *E. violaceo-petiolata*, welche nur negative Resultate lieferten, lenkten Dr. Lotsy's Aufmerksamkeit auf die Möglichkeit, dass *Erophila*-Kleinarten sich vielleicht apomiktisch fortpflanzen könnten. Es gelang Dr. Lotsy, Blüten von *E. cochleoides* zu kastrieren.

Die Versuche von Dr. Lotsy wurden von mir fortgesetzt und die benutzten Kleinarten cytologisch untersucht.

Diese Kleinarten waren: *E. cochleoides*, *E. confertifolia* und *E. violaceo-petiolata*. Sowohl in den Kulturen Dr. Lotsy's wie auch in den meinen pflanzten sie sich vollkommen konstant fort.

Die Kastration von allen drei Kleinarten gelang. Verschiedene Kreuzungen wurden zwischen ihnen versucht. Die Nachkommen waren alle der Mutter gleich.

Die natürlichen Bestäubungsverhältnisse von *Erophila verna* wurden untersucht. Selbstbestäubung findet immer statt. Fremdbestäubung ist jedoch nicht ausgeschlossen.

Die vegetativen Zellen von *E. cochleoides* und *E. violaceo-petiolata* besitzen 12 Chromosomen, von *E. confertifolia* 24. Die Chromosomen liegen deutlich paarweise und sind in den drei Kleinarten von einander verschieden.

Die Embryosackmutterzellen der untersuchten Kleinarten bilden eine Zelltetrade. Die erste und die zweite Teilung

finden jedoch erst längere Zeit nach einander statt und ein deutliches Dyade-Stadium trennt sie.

Die Embryosackmutterzellen beginnen ihre Teilung heterotypisch mit Synapsis und Spirem. Es wird sogar eine Schein-Diakinese gebildet. Die Chromosomen vereinigen sich jedoch nicht zu Gemini. Nach dieser Schein-Diakinese macht die heterotypische Teilungsphase einer typischen Platz. Die Chromosomen spalten sich einzeln und die Tochterkerne bekommen die vegetativen Chromosomenzahlen. Eine Reduktion dieser Zahlen findet also nicht statt und die Embryosäcke sind diploid.

Der Embryosack bildet sich, meistens nach dem normalen Schema, aus der untersten Tetradezelle.

Die Eizelle bildet ohne vorhergehende Befruchtung einen Embryo.

Die Reduktionsteilung findet in den Pollenmutterzellen normal statt. Die Mehrheit der Pollenkörner ist jedoch steril. Sehr selten wächst ein Pollenschlauch in die Narbe hinein, sein Ziel erreicht er aber nie.

Die drei untersuchten Kleinarten sind also ooapogam, aber die Apogamie ist noch wohl eine ziemlich junge, denn die Abweichungen von der normalen Entwicklung sind gering.

Bei *E. violaceo-petiolata* findet in allen Kernen vor und nach einer Teilung Zerfall der Chromosomen in zahllose Chromatin-Teilchen statt. Auch Embryosackmutterzelle und Pollenmutterzelle zeigen diese Erscheinung. Sie besitzen oft mehr als hundert solcher Teilchen, welche im Schein-Diakinese-Stadium paarweise liegen.

Vier andere Kleinarten von *Erophila verna* wurden mit untersucht, jedoch nicht so eingehend. Im allgemeinen zeigten sie dieselben Erscheinungen wie die drei zuerst genannten Kleinarten. Sie waren alle apogam.

Die Wahrscheinlichkeit ist gross, dass die meisten konstanten Kleinarten von *Erophila verna* apogam sind.

Mit Hilfe von Apogamie wurden die Kreuzungsversuche von Rosen (1911) erklärt.

Die Kleinarten von *Erophila verna* sind wahrscheinlich keine echten Species oder Sub-Species, sondern Klone, welche sich apogam fortpflanzen.

Es ist mir nicht nur eine sehr angenehme Pflicht, aber auch ein grosses Vergnügen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. F. A. F. C. Went am Ende dieser Arbeit meinen aufrichtigen Dank auszusprechen für seine wertvollen Anregungen und Ratschläge und für sein immer reges Interesse in meinen Untersuchungen.

Literaturverzeichnis.

Bannier, J. P. 1923. Cytological investigations on Apogamy in some elementary Species of *Erophila verna*. Proc. Kon. Akad. Wet. Amsterdam, Vol. XXVI.

Baur, E. 1912. Referat über: F. Rosen. Die Entstehung der elementaren Arten von *Erophila verna*. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Lehre, Bd. VI, p. 186.

Blackburn, K. u. Harrison, J. W. H. 1921. The status of the British rose forms as determined by their cytological behaviour. Ann. of. Bot., Bd. 35, p. 159.

Böös, G. 1917. Ueber Parthenogenesis in der Gruppe *Aphanes* der Gattung *Alchimilla*. Lunds Univ. Årsskr., N. F. Bd. 13, N⁰. 4.

Ernst, A. 1909. Apogamie bei *Burmannia coelestis* Don. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 27, p. 157.

— 1914. Embryobildung bei *Balanophora*. Flora, Bd. 106, p. 129.

——— 1917a. Experimentelle Erzeugung erblicher Parthenogenesis. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Lehre, Bd. 17, p. 203.

——— 1917b. Ursprung der apogamen Angiospermen. Vierteljahrschr. d. Naturf. Ges. in Zürich, Jhrg. 62.

——— 1918. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena.

Ernst, A. u. Bernard, Ch. 1912. Entwicklungsgeschichte des Embryosackes, des Embryos und des Endosperms von *Burmannia coelestis* Don. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, Ser. 2, Bd. 10, p. 161.

Farmer, J. B. u. Digby, L. 1907. Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Ann. of. Bot., Bd. 21, p. 161.

Frisendahl, A. 1912. Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an *Myricaria germanica* Desv. K. Sv. Vet. Ak. Handl., Bd. 48, N⁰. 7.

Hance, T. 1918. Variations in the number of somatic chromosomes in *Oenothera scintillans* de Vries. Genetics, Bd. 3, p. 225.

Hanstein, J. 1870. Entwicklungsgeschichte der Keimung von Monocotylen und Dicotylen. Bot. Abh. I., Hft. 1.

Holmgren, J. 1919. Cytologische Studien über die Fortpflanzung bei den Gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. K. Sv. Vet. Ak. Handl., Bd. 59, N⁰. 7.

Ikeno, S. 1910. Sind alle Arten der Gattung *Taraxacum* parthenogenetisch? Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 28, p. 394.

Jordan, A. 1852. Pugillus plantarum novarum praesertim gallicarum., Paris, Baillère.

——— 1853. De l'origine des diverses variétés ou espèces d'arbres fruitiers et autres végétaux généralement cultivés pour les besoins de l'homme. Paris.

——— 1864. Diagnoses d'espèces nouvelles ou méconnues, pour servir de matériaux à une flore reformée de France et des contrées voisines. Paris, Savy.

——— 1873. Remarques sur le fait de l'existence en société, à l'état sauvage, des espèces végétales affines et sur d'autres faits relatifs à la question de l'espèce. Bull. Ass. franç. Avanc. des Sciences, 2ème Session, Lyon.

Juel, H. O. 1900. Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. K. Sv. Vet. Ak. Handl., Bd. 33, N⁰. 5.

——— 1904. Die Tetradenteilungen in der Samenanlage von *Taraxacum*. Ark. f. Bot., Bd. 2, N⁰. 4.

——— 1905. Die Tetradenteilung bei *Taraxacum* und anderen Cichorieen. K. Sv. Vet. Ak. Handl., Bd. 39, N⁰. 4.

Laibach, F. 1907. Zur Frage der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Beih. Bot. Centralbl., Bd. 22 I, p. 191.

Lidforss, B. 1914. Résumé seiner Arbeiten über *Rubus*, besorgt durch W. Johannsen. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Lehre, Bd. 12, p. 1.

Lotsy, J. P. 1899. *Balanophora globosa* Jungh., eine wenigstens örtlich verwitwete Pflanze. Ann. d. jard. bot. de Buitenzorg, Bd. 15, p. 174.

Lundegårdh, H. 1910. Ueber Kernteilung in den Wurzelspitzen von *Allium Cepa* und *Vicia Faba*. Sv. Bot. Tidskr., Bd. 4, p. 174.

——— 1912. Chromosomen, Nucleolen und die Veränderungen im Protoplasma bei der Karyokinese. Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. 11, p. 373.

Miyake, Kiichi, 1905. Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42, p. 83.

Müller, H. 1873. Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig.

Murbeck, Sv. 1901. Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchimilla*. Lunds Univ. Årsskr., Bd. 36, Afd. 2, N⁰. 7.

——— 1902. Ueber Anomalien im Baue des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchimilla*. Lunds. Univ. Årsskr., Bd. 38, Afd. 2, N⁰. 2.

——— 1904. Parthenogenese bei den Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium*. Bot. Not. 1914.

Osawa, J. 1913. Studies on the cytology of some species of *Taraxacum*. Arch. f. Zellf., Bd. 10, p. 450.

Ostenfeld, C. H., 1904a. Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung *Hieracium*. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 22, p. 376.

——— 1904b. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fruchtentwicklung bei der Gattung *Hieracium*. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 22, p. 537.

——— 1906. Castration and hybridization experiments with some species of *Hieracia*. Bot. Tidsskr., Bd. 27, p. 225.

——— 1910 Further studies on the apogamy and hybridization of the *Hieracia*. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. Lehre, Bd. 3, p. 241.

——— 1912. Experiments on the origin of species in the genus *Hieracium* (apogamy and hybridism). N. Phyt., Bd. 11, p. 347.

——— 1921. Some experiments on the origin of new forms in the genus *Hieracium* subgenus *Archieracium*. Journ. of Gen., Bd. 11, p. 117.

Ostenfeld, C. H. u. Raunkiaer, E. 1903. Kastreringsforsög med *Hieracium* og andre *Cichoreae*. Bot. Tidskr., Bd. 25, p. 409.

Overton, J. B. 1902. Parthenogenesis in *Thalictrum purpurascens*. Bot. Gazette, Bd. 33, p. 363.

——— 1904. Ueber Parthenogenesis in *Thalictrum purpurascens*. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 22, p. 274.

——— 1905. Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen. Jahrb. wiss. Bot., Bd. 42, p. 121.

——— 1909. On the organization of the nuclei in the pollen-mother-cells of certain plants, with especial reference to the permanence of chromosomes. Ann. of Bot., Bd. 23, p. 19.

Pace, L. 1913. Apogamy in *Atamosco*. Bot. Gazette, Bd. 56, p. 376.

Palm, B. 1915. Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen, Akad. Abh., Stockholm.

Paton, Julia Bayles. 1921. Pollen and pollen enzymes. Am. Journ. of Bot., Bd. 8, p. 471.

Pellew C. u. Durham, F. M. 1916. The genetic behaviour of the hybrid *Primula Kewensis* and its allies. Journ. of Gen., Bd. 5, p. 159.

Raunkiaer, E. 1903. Kimdanelse uden Befrugtning hos Melkebøtte (Taraxacum). Bot. Tidskr., Bd. 25. Referat hierüber von Ostenfeld, C. H. in Bot. Centralbl., Bd. 93, p. 81.

Rosen, F. 1889. Systematische und biologische Beobachtungen über *Erophila verna*. Bot. Zeit., Bd. 47, p. 565.

——— 1910. Ueber Bastarde zwischen elementaren Species der *Erophila verna*. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 28, p. 243.

——— 1911. Die Entstehung der elementaren Arten von *Erophila verna*. Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. 10, p. 379.

——— 1913. Die Enstehung elementarer Arten aus Hybridisation ohne Mendel'sche Spaltung. Beitr. z. Pflanzenzucht, Bd. 3, p. 89.

Rosenberg, O. 1904. Ueber die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora, Bd. 93, p. 251.

——— 1906. Ueber die Embryobildung in der Gattung *Hieracium*. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 24. p. 47.

——— 1907. Cytological studies on the apogamy in *Hieracium*. Bot. Tidskr., Bd. 28, p. 143.

——— 1909*a*. Ueber die Chromosomenzahlen bei *Taraxacum* und *Rosa*. Sv. Bot. Tidskr., Bd. 3, p. 150.

——— 1909*b*. Ueber den Bau des Ruhekerns. Sv. Bot. Tidskr., Bd. 3, p. 163.

——— 1912. Ueber die Apogamie bei *Chondrilla juncea*. Sv. Bot. Tidskr., Bd. 6, p. 915.

——— 1917. Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Sv. Bot. Tidskr., Bd. 11, p. 145.

Rutgers, F. L. 1923. Embryosac and Embryo of *Moringa oleifera* Lam. The female gametophyte of angiosperms. Reliquiae Treubianae III. Ann. d. jard. bot. de Buitenzorg, Bd. 33, p. 1.

Schorler, B. 1883. Untersuchungen über die Zellkerne in den stärkeführenden Zellen der Hölzer. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 16, p. 329.

Shibata, K. u. Miyake, K. 1908. Ueber Parthenogenesis bei *Houttuynia cordata* (Vorl. Mitt. X). Bot. Mag. Tokyo, Bd. 22, p. 141.

Stomps, Th. J. 1910. Kerndeeling en Synapsis bei *Spinacia oleracea L.* Amsterdam.

Strasburger, E. 1893. Ueber die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgrösse. Hist. Beitr., Hft. I, p. 95.

——— 1904. Die Apogamie der *Eualchimillen* und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 41, 1905, p. 88.

——— 1905. Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 42, p. 19.

——— 1907. Apogamie bei *Marsilia*. Flora, Bd. 97, p. 123.

——— 1909a. Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechtes, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Hist. Beitr., Hft. 7.

——— 1909b. Die Chromosomenzahlen der *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey. Ann. d. jard. bot. d. Buitenzorg, 3ème Suppl. X (Treub Festschr. p. 13).

——— 1910a. Chromosomenzahl. Flora, Bd. 100. p. 398.

——— 1910b. Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei *Urticaceae*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 47, p. 245.

Suessenguth, K. 1923. Ueber die Pseudogamie bei *Zygopetalum Mackayi* Hook. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 41, p. 16.

Täckholm, G. 1920. On the cytology of the genus *Rosa*. A preliminary note. Sv. Bot. Tidskr., Bd. 14.

——— 1922. Cytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta horti Bergiani, Bd. 7, p. 245.

Tischler, G. 1906. Ueber die Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen *Bryonia*-Bastard. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 24, p. 83.

——— 1908. Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. f. Zellf., Bd. 1.

——— 1910. Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen-Pollens I. Arch. f. Zellf., Bd. 5, p. 622.

——— 1918. Analytische und experimentelle Studien zum Heterostylie-Problem bei *Primula*. Festschr. z. Feier des 100-jähr. Bestehens d. Kgl. Landw. Hochschule Hohenheim, p. 254.

——— 1922. Allgemeine Pflanzenkaryologie. Linsbauer's Handbuch der Pflanzenanatomie, Abt. 1, Teil 1 B, Berlin, Borntraeger.

Treub, M. 1898. L'organe femelle et l'apogamie du *Balanophora elongata* Bl. Ann. d. jard. bot. de Buitenzorg, Bd., 15, p. 1.

de Vries, Hugo. 1901. Die Mutationstheorie. Leipzig, Veit u. Co.

——— 1905. Species and varieties. Their origin by Mutation. Chicago-London.

Westermayer, Max. 1876. Die ersten Zellteilungen im Embryo von *Capsella bursa pastoris* M. Flora, Bd. 59, p. 483.

Winge, Ø. 1917. The chromosomes, their numbers and general importance. Comptes rendus des travaux du Lab. de Carlsberg, Bd. 13, p. 131.

Winkler, H. 1904. Ueber Parthenogenesis bei *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. 22, p. 573.

——— 1906. Ueber Parthenogenesis bei *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey. Ann. d. jard. bot. de Buitenzorg, Bd. 20 (Ser. 2, Vol. 5), p. 208.

——— 1908. Ueber Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. Progr. Rei Bot., Bd. II, p. 293.

——— 1920. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreich. Jena.

Yamanouchi, S. 1907. Apogamy in *Nephrodium* (A preliminary note). Bot. Gazette, Bd. 44, p. 145.

——— 1908a, Sporogenesis in *Nephrodium*. Bot. Gazette, Bd. 45, p. 1.

——— 1908b. Spermatogenesis, Oogenesis and Fertilization in *Nephrodium*. Bot. Gazette, Bd. 45, p. 145.

——— 1908c. Apogamy in *Nephrodium*. Bot. Gazette, Bd. 45, p. 289.

INHALTSVERZEICHNIS.